

Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Madrid

Migratología, estructura y dinámica poblacional de passeriformes asociados a vegetación de ribera

Ana Bermejo Bermejo



Madrid 2004

Migratología, estructura y dinámica poblacional de passeriformes asociados a vegetación de ribera

Ana Bermejo Bermejo

Esta Memoria de Tesis Doctoral es una colección de manuscritos en diferentes estados de publicación, cada uno de los cuales ha dado lugar a un bloque temático independiente con categoría de capítulo.

En el bloque titulado **Introducción general y conclusiones**, se revisa el estado actual del tema y se sitúa el trabajo realizado en su contexto teórico, planteando los objetivos de la Tesis; también se presenta un resumen de los resultados obtenidos realizando una discusión integradora de los manuscritos que componen la tesis. Finalmente, se exponen las principales conclusiones, así como las perspectivas de que abren estos estudios para futuros trabajos y nuevas líneas de investigación.

El resto de capítulos reproduce el texto íntegro de los manuscritos de que consta la Tesis. Por esta razón se han presentado en el idioma en que, en su día, fueron publicados o enviados para su publicación. En cualquier caso, todos los capítulos comienzan con un resumen en castellano.

Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Madrid

Migratología, estructura y dinámica poblacional de passeriformes asociados a vegetación de ribera

Memoria presentada por la Licenciada
Dña. Ana Bermejo Bermejo para optar al grado de
Doctora en Ciencias Biológicas, dirigida por
el Dr. Jaime Potti Sánchez y el Dr. Guillermo Blanco Hervás.

**Madrid
Junio de 2004**

La Doctoranda

Vº Bº de los Directores de Tesis

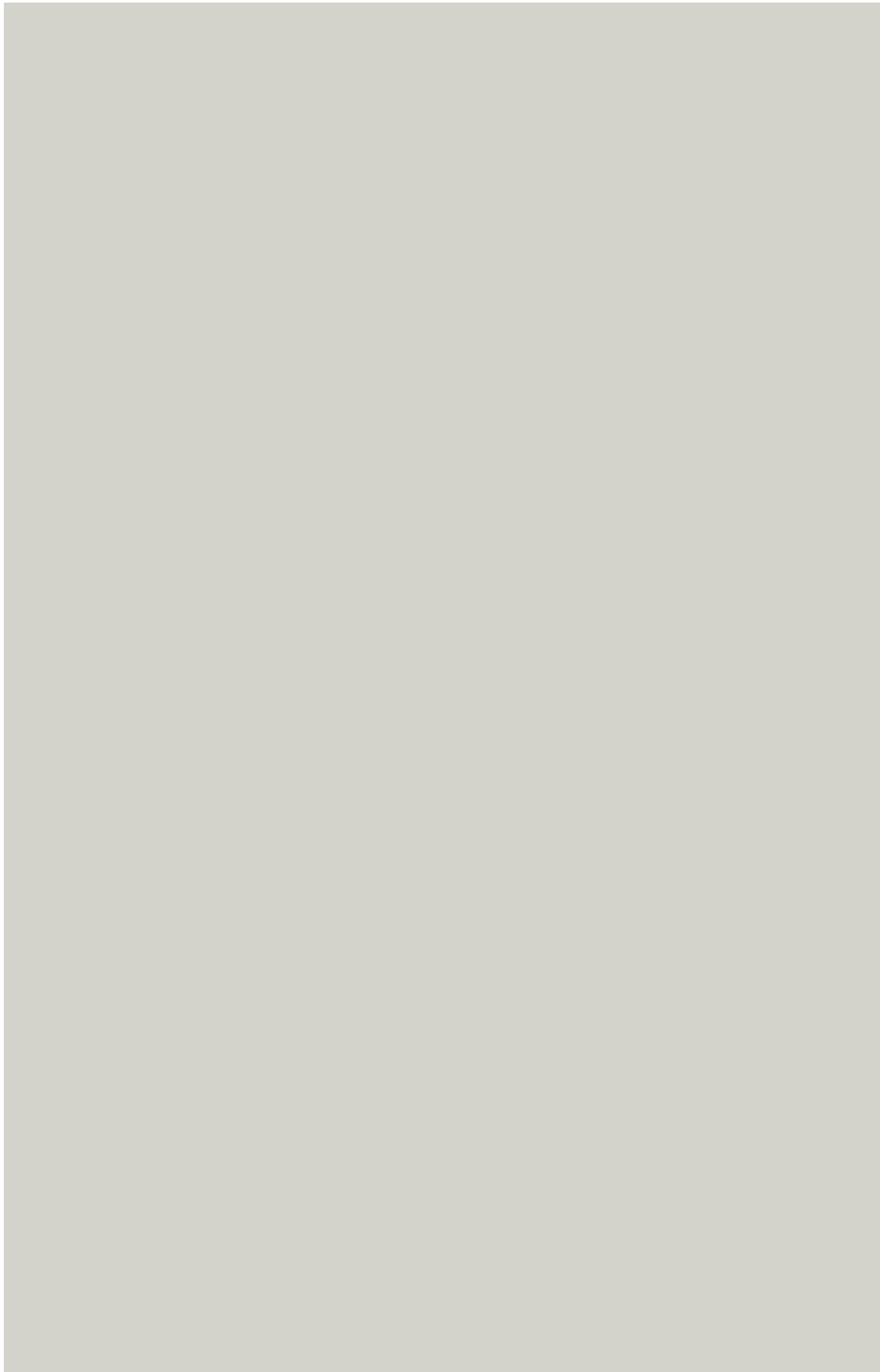
VºBº del Tutor en la UAM

Ana Bermejo Bermejo

Jaime Potti Sánchez

Guillermo Blanco Hervás

Adolfo Luis Aguilar Baltar



A mis padres, Luisa y Carmelo.

A Javier.

"Más vale pájaro en mano que ciento volando..."

Antiguo proverbio anillador.

*Son las seis de la mañana y aún no ha salido el sol.
Las luces de los frontales iluminan los senderos
que recorren la estación de anillamiento.
Prestos y silenciosos los anilladores
se disponen a colocar las redes
bajo la luz de las estrellas.*

Comienza una nueva jornada de anillamiento...

Agradecimientos

Y han sido más de 1.000 amanecidas en los últimos nueve años, las que finalmente han permitido que esta Tesis vea la luz del sol. Queda, pues, expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de una manera u otra han hecho posible esta tesis. Espero no olvidarme de nadie.

El trabajo de campo se ha llevado a cabo gracias al inestimable esfuerzo, ilusión, sudores, madrugones, picaduras y la colaboración incondicional de los anilladores y miembros del Grupo Ornitológico Monticola, desde los más veteranos hasta los más recientes, que semana tras semana a lo largo de todos estos años han pasado largas horas anillando, en especial: Ángel Fernández, Bárbara Culubret, Blas Molina, Carlos Ponce, Carmen Coletto, Diana de Palacio, Eladio García de la Morena, Emilio Escudero, Francisco Martín, Gema Solís, Gúmer González, Isabel Vega, Javier Gamonal, Javier Marchamalo, Javier Pérez-Tris, Javier Seoane, Jesús Pinilla, Joaquín de Navascués, José Antonio López Septiem, José Luis Martínez, José María Blanco, Juan Antonio Calleja "Juancho", Juan Carlos del Moral, Juan Ruiz, Julio Yáñez "Pirri", Lisa Pokorni, Luis del Castillo, Luis Palomares, Manolo Jiménez, María José Caballero, Marisa Lanáquera, Martín Monzón, Miguel Juan, Pascual Campos, Pilar Gómez "Piluca", Raúl Alonso, Raúl Gil-Ortega, Rubén Moreno-Opo, Ruth Álvarez y Sol Sotillos. Quiero destacar que todos ellos forman parte de un magnífico equipo de trabajo, riguroso y científico. Sin todos ellos los datos aquí analizados nunca habrían existido. Espero que recuerden con cariño las porras de San Martín de la Vega o la bayonesas del "Parlachín", antes que los miles de kilómetros recorridos, las picaduras, las temperaturas extremas, el peso de los palos...

Igualmente a todas aquellas personas que colaboraron en alguna ocasión en las labores de anillamiento, sobre todo a las que participaron en las campañas de otoño.

A Jaime Potti y Guillermo Blanco, mis directores, por darme la oportunidad de realizar esta Tesis, por sus comentarios, revisiones, ideas, por enseñarme a pensar con otra perspectiva, en resumen por su confianza en este proyecto.

A Adolfo Aguilar, mi tutor en la UAM, que le ha tocado sufrir la parte burocrática de este proyecto, por apoyar siempre la labor de Monticola y disfrutar de las aves con nosotros.

Y todo esto no habría comenzado sin Javier de la Puente, coordinador de las estaciones de anillamiento y coordinador del grupo desde hace muchos años. Él ha conseguido que el anillamiento que realizamos tenga una calidad excelente y una nueva perspectiva científica. Gracias a su iniciativa comenzamos a anillar en Las Minas, y por fin se creó la Estación de Anillamiento de Las Minas. Junto con Javier Seoane pasamos los primeros años de trabajo casi viviendo en el carrizal. Con el tiempo, el esfuerzo de los primeros años ha dado sus frutos convirtiendo a Las Minas en una de las estaciones de referencia en España.

Y que habría sido de esta Tesis sin la ayuda de Javier Pérez-Tris, disponible en todo momento independientemente de la distancia; gracias por todas las conversaciones (incluidas las acompañadas de pizza), por las rápidas respuestas desde el otro lado del correo electrónico, por hacerme entender la estadística, por creer en el trabajo, por los ánimos en todo momento.

A Carmen por sus eternos ánimos desde que comenzamos con las tesis y a David por acudir siempre presto cuando el ordenador no funcionaba. Al personal de la Oficina de Especies Migratorias (Fran, Ángel, Jesús, Óscar y Rubén), cuyo trabajo mantiene el banco de recuperaciones siempre disponible para que sepamos hacia donde vuelan nuestros pájaros. A los compañeros de SEO/BirdLife, por las facilidades prestadas en el desarrollo de la misma, sobre todo en la última fase.

Luis Palomares ha conseguido que esta tesis parezca un importante tratado científico; a él le debo el elegante diseño y la maquetación de este trabajo (además de unas pocas cenas).

A toda mi familia, y muy especialmente a mis padres Luisa y Carmelo, por enseñarme desde pequeña a descubrir la naturaleza y a preguntarme sobre ella, por las exploraciones en la Casa de Campo y las primeras jornadas de anillamiento en Valdelatas y Los Albardales, y por su eterno apoyo y su confianza, a pesar de no comprender bien para que había que madrugar tanto... Y a la familia De la Puente Nilsson, por su apoyo desde que me conocen.

Finalmente, a Javier, por enseñarme a anillar, por aprender juntos sobre las aves, por soportarme durante tantos años, por confiar siempre en mí, por los ánimos continuos, por estar ahí en todo momento, por todo...

¡Muchas gracias a todos!

Parte del trabajo de campo en la Estación de Anillamiento de Las Minas fue financiado por Iberdrola en 1996 y por el Parque Regional del Sureste de Madrid (Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid) en 2002. SEO/BirdLife, la Universidad Autónoma de Madrid e Iberdrola financiaron parte del material de esta Estación. El Ayuntamiento de San Martín de la Vega, el Parque Regional del Sureste de Madrid y la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid facilitaron los permisos necesarios para poder desarrollar el anillamiento en el carrizal de Las Minas.

Las estaciones de anillamiento de la Presa del Rey y Barajas han formado parte del proyecto titulado "Seguimiento del impacto real de la Línea de Alta Velocidad Madrid-Barcelona-Frontera francesa" realizado SEO/BirdLife y financiado por el Ente Gestor de Infraestructuras Ferroviarias (GIF). ARIPRESA facilitó los permisos para realizar del trabajo de la Estación de Anillamiento de la Presa del Rey en su finca "El Porcal".

Todos los anilladores que han participado en las labores de campo contaron con el Certificado de Aptitud expedido por la Dirección General de Conservación de la Naturaleza (MIMAM) y fueron autorizados por la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid para la captura y marcaje de las aves.

Durante parte del desarrollo de la Tesis Doctoral la autora disfrutó de una Beca F.P.U. del Ministerio de Educación y Cultura.

Índice

Introducción general y conclusiones

Migratología, estructura y dinámica poblacional de paseriformes asociados a vegetación de ribera	11
Introducción general y objetivos	11
Área de estudio y metodología	15
Resultados y discusión general	20
Conclusiones y perspectivas de futuro	31

Capítulo 1. Stopover characteristics of Sedge Warblers (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>) in central Iberia	47
--	----

Capítulo 2. Fenología, biometría, parámetros demográficos y tasa de engorde de las poblaciones local y migrante de Carricero Común (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>) en el centro de España	59
---	----

Capítulo 3. Phenology, biometrics, and demographic parameters of the Great Reed Warbler (<i>Acrocephalus</i> <i>arundinaceus</i>) in central Spain	81
---	----

Capítulo 4. Fenología, biometría y parámetros demográficos del Zarcero Común (<i>Hippolais polyglota</i>) en España central	97
---	----

Capítulo 5. Distribution of Nightingales (<i>Luscinia</i> <i>megarhynchos</i>) in good and poor habitats: the role of age, size and body condition	111
---	-----

Capítulo 6. Wintering and migration of Bluethroat (<i>Luscinia svecica</i>) in central Iberia	123
---	-----



Introducción general y conclusiones

Migratología, estructura y dinámica poblacional de passeriformes asociados a vegetación de ribera

Ana Bermejo

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

La estrategia biológica de las aves migradoras

Cada año millones de aves realizan viajes migratorios entre sus áreas de cría y de invernada, y desde hace siglos el hombre se ha interesado por este fenómeno (Berthold *et al.*, 2003). La migración se puede definir como la respuesta de las aves a los cambios estacionales que tienen lugar en sus áreas de distribución, consistente en un desplazamiento regular y estacional entre zonas de cría y de reposo (Berthold, 2001). Así, en el Paleártico, donde la estacionalidad aumenta con la latitud, las aves migradoras se desplazan en dirección norte-sur entre zonas de gran productividad primaveral donde se reproducen con un elevado reclutamiento, y zonas con un clima más benigno donde pasan el invierno –época de condiciones desfavorables en sus áreas de reproducción– (Newton, 2003). Sin embargo, la migración es una actividad muy costosa energéticamente y que conlleva muchos riesgos que los migradores deben afrontar (importante consumo de energía, desorientación, riesgos de depredación, impredecibilidad de los recursos alimenticios y de las condiciones meteorológicas, etc.; Alerstam, 1990; Berthold, 2001). Además, las aves

migradoras deben adecuar su ciclo vital a los cambios estacionales que se producen tanto en sus áreas de reproducción como en las de invernada, por lo que es especialmente importante que las diferentes fases del ciclo biológico estén sincronizadas en el tiempo, en especial aquéllas energéticamente más costosas (Jenni & Winkler, 1994; Kjellén, 1994; Lindström *et al.*, 1994; Gwinner, 1996; Hall, 2000; Hemborg *et al.*, 2001. Pérez-Tris *et al.*, 2001; O'Hara, 2002). De esta manera, cada especie desarrolla una estrategia migratoria que le permite realizar reproducción, muda y migración con el mayor éxito posible, lo cual se reflejará en su éxito reproductor o en su tasa de supervivencia. Además, el desarrollo de cada una de las fases del ciclo biológico influye en el desarrollo de la siguiente (Ellegren, 1990a; Smith & Moore, 2003).

Para entender la biología de una especie necesitamos conocer dónde y cuándo se producen y cómo interactúan las diferentes fases del ciclo biológico, y cómo influyen en las siguientes fases tanto a nivel individual como poblacional (Webster *et al.*, 2002). La fenología migratoria y los patrones de migración de las aves se llevan estudiando desde hace muchos años, principalmente mediante el anillamiento (p. ej. Wernham *et al.*, 2002). Mientras que la fenología reproductiva también ha sido bastante estudiada (p. ej. Cramp, 1988, 1992), el

Este capítulo sitúa la tesis en su contexto teórico, resume sus principales resultados y plantea sus conclusiones y perspectivas de futuro.

momento en que se desarrolla la muda ha sido escasamente descrito y la información disponible se basa principalmente en poblaciones del norte y del centro de Europa (p. ej. Ginn & Melville, 1983; Jenni & Winkler, 1994), e incluso aún se desconocen con detalle las mudas que realizan algunas especies (Svensson, 1996). La muda es también un proceso que requiere mucha energía (Murphy & King, 1992; Lindström *et al.*, 1993; Jenni & Winkler, 1994), por lo que debe analizarse junto con la reproducción y la migración de las aves.

La estrategia que sigue un individuo para desarrollar su ciclo vital no solo depende de la especie a la que pertenece, sino también de otras variables, como el sexo, la edad o la población de origen. Así, la estrategia migradora puede variar entre sexos (Ketterson & Nolan, 1983; Spina *et al.*, 1994), de manera que machos y hembras pueden migrar en distinto momento, realizar viajes diferentes o invernar en distintas zonas (p. ej. Payevsky, 1994). Igualmente, la fenología migradora puede diferir entre las clases de edad (Spina *et al.*, 1994), y adultos y jóvenes pueden acumular grasa de distinta manera (Woodrey & Moore, 1997; Jones *et al.*, 2002). Las aves de primer año pueden migrar a través de diferentes rutas o alcanzar diferentes áreas de invernada (Woodrey 2000; Wernham *et al.*, 2002). A menudo, la estrategia de muda varía también según la edad del ave (Noskov *et al.*, 1999); en muchos passeriformes, los adultos realizan una muda completa tras la reproducción, mientras que los jóvenes sólo hacen una muda parcial en su primer año de vida (Jenni & Winkler, 1994). Además, el ciclo de muda de los jóvenes no se corresponde con el de los adultos (Jenni & Winkler, 1994), por lo que es importante estudiar por separado su fenología. La muda de los adultos comienza, en general, tan pronto como los jóvenes de la última puesta son independientes, mientras que la muda postjuvenil puede empezar nada más abandonar el nido o más de dos meses después de volar, según las especies, aunque hay también importantes variaciones intraespecíficas (Jenni & Winkler, 1994).

La variación interpoblacional puede llegar a ser de gran importancia, siendo las diferencias tanto más grandes cuanto mayor es la amplitud de distribución de la especie. Así, la variabilidad poblacional puede reflejarse en diferentes patrones de migración, muda y reproducción que tie-

nen su correspondiente paralelo en diferencias morfológicas del ave. La estrategia migradora puede variar entre poblaciones con diferente origen geográfico (Tainen & Hanski, 1985; Lo Valvo *et al.*, 1988). Así, en Europa el comportamiento migratorio de algunos passeriformes cambia con la latitud, de manera que las poblaciones más norteñas son migradoras, las meridionales sedentarias y las intermedias muestran una migración parcial (Berthold, 1999). Además, las aves de poblaciones septentrionales disponen de menos tiempo para reproducirse al estar limitadas por los pocos meses con condiciones adecuadas, por lo que, en general, el periodo reproductor es breve y realizan menos puestas con más huevos, mientras que en el sur la reproducción se prolonga más en el tiempo y las aves pueden realizar varias puestas. La muda también está sujeta a restricciones y las poblaciones del norte deben mudar más rápido que las del sur, lo que puede traducirse en una muda menos extensa o incluso en diferentes estrategias de muda (Jenni & Winkler, 1994).

Finalmente, el estudio de los passeriformes migradores se complica por el hecho de que algunas especies están cambiando sus patrones de distribución (p. ej. Spencer, 1975; Cook, 1975; Berthold, 2001). Las estrategias de migración pueden cambiar por la creación de zonas de invernada secundarias y el acortamiento de la distancia de migración, la expansión de las áreas de reproducción junto con el alargamiento de los viajes, cambios en las direcciones de vuelo o en la fenología migratoria, y variaciones en la proporción de aves con un determinado comportamiento migratorio (véase una revisión en Fiedler, 2003). Los datos de anillamiento son los primeros que muestran el desarrollo de nuevos comportamientos migratorios (Berthold, 1995).

En las últimas décadas, se ha detectado en Europa una disminución poblacional de algunas especies migradoras (Terborgh, 1989; Marchant *et al.*, 1990; Peach *et al.*, 1998), por lo que su estudio toma especial relevancia para detectar sus tendencias, analizar sus causas y proponer estrategias de conservación (Bibby, 2003). Además, el análisis de la fenología y la estrategia migratoria, así como su evolución en el tiempo se hace particularmente interesante a la luz del reciente cambio climático global que puede estar afectando considerablemente a las aves (Bairlein &

Winkel, 2001; Tryjanowski *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002; Sanz *et al.*, 2003).

El conocimiento actual de los passeriformes migradores

Dentro del Paleártico occidental, gracias al anillamiento, se tiene en la actualidad un buen conocimiento de las zonas de invernada y reproducción de muchas especies migradoras y, en gran medida, de las rutas migratorias más importantes (p. ej. Cramp, 1988, 1992; Hagemeijer & Blair, 1997; Wernham *et al.*, 2002). Sin embargo, el conocimiento existente es muy heterogéneo en cuanto a especies y a lugares se refiere. Así, dentro de los passeriformes la información disponible se concentra en unas pocas especies ampliamente estudiadas en el norte y centro de Europa (p. ej. Curruca Capirotada, Golondrina Común), pero hay una importante falta de información sobre otras muchas especies y, en especial, de las poblaciones del sur de Europa y del Mediterráneo.

En las últimas décadas se han desarrollado distintos proyectos europeos de anillamiento para estudiar la migración de los passeriformes con ámbito nacional (p. ej. *Mettnau-Reit-Ilmitz Programme "MRI"* en Alemania, Kaiser, 1992), continental (*Progetto Piccole Isole*, Pilastro *et al.*, 1998), o incluso intercontinental (*European-African Songbird Migration Network*, Schaub & Jenni, 2000a; *EURING-Swallow Project*, Rubolini *et al.*, 2002). Sin embargo, en la península Ibérica, los trabajos que se han llevado a cabo a tal fin se han realizado principalmente en la costa mediterránea y en el sur (p. ej. Pilastro *et al.*, 1998; Schaub & Jenni, 2000a). Hasta el momento, no se ha estudiado con detalle la migración de los passeriformes por el centro peninsular, pese a que un gran contingente de aves atraviesa esta zona en su recorrido de la ruta del Paleártico occidental (Bernis, 1966). Además, en general los trabajos sobre aves migradoras están centrados exclusivamente en la época migradora, de manera que el resto del ciclo biológico de los migrantes queda sin explorar.

Por otro lado, pese a que existe un importante conocimiento sobre la migración en general de las especies, se sabe muy poco sobre la migración diferencial (Ketterson & Nolan, 1983), esto es, diferencias en la migración según sexos, edad o poblaciones, que afectan a la fenología, rutas o comportamiento migratorio. Identificar la migra-

ción diferencial tiene consecuencias importantes para entender las estrategias migratorias (Alerstam & Hedenström, 1998), la conectividad migratoria (Webster *et al.*, 2002), y la conservación de los migrantes (Van der Have, 1991; Salathé, 1991). Aunque se conoce que las estrategias migratorias varían con la edad, se sabe comparativamente mucho menos sobre las diferencias en los patrones migratorios, rutas y destinos entre machos y hembras (Bairlein, 2003).

La imposibilidad de sexar especies monocromáticas fuera de la época de cría (salvo con costosos análisis genéticos), así como de los jóvenes recién salidos del nido incluso en especies sexualmente dimórficas, limita la realización de determinados estudios básicos sobre la biología de las especies. Por ejemplo, no es posible estudiar la fenología migratoria en los adultos, o múltiples parámetros de la biología de los jóvenes según sexos (proporción de sexos, dispersión juvenil, selección de hábitat, mortalidad, etc.). El análisis de variables que permitan sexar las aves en mano durante todo el año es de gran interés para abordar los estudios sobre migración diferencial. En este contexto, la biometría puede ser un método de sexado muy útil en el caso de especies monocromáticas que presenten un gran dimorfismo sexual en tamaño (Bibby & Thomas, 1984; Cuadrado, 1991; Dyrce, 1993; King & Griffiths, 1994; Sweeney & Tatner, 1996; Madsen, 1997), o incluso en el caso de los jóvenes con similar plumaje entre sexos y que ya muestran dimorfismo sexual en el tamaño (Wheelwright *et al.*, 1994; Senar *et al.*, 1998).

A efectos de conservación, es también muy importante el estudio de las distintas poblaciones dentro de una misma especie, que pueden presentar importantes diferencias migratorias (Berthold, 1999). En la península Ibérica encontramos un problema añadido en el estudio de la migración de las especies ampliamente distribuidas por Europa: la fenología migratoria de las poblaciones que crían en la parte meridional del área de distribución de una especie se ve enmascarada por el paso de las poblaciones más norteñas. Por ello, el simple análisis de los cambios de abundancia de estas especies en los países del sur de Europa no permite obtener un conocimiento detallado del comportamiento migratorio de sus poblaciones. En estos casos, es preciso diferenciar la población local de la mi-

grante y describir su biología de forma separada.

En general, la diferenciación entre poblaciones se realiza mediante el anillamiento o marcado de las aves que una vez individualizadas pueden asignarse a una población (Chernetsov, 1999). Sin embargo, en ocasiones, el tamaño y la morfología alar se pueden emplear para distinguir poblaciones dentro de una misma especie (Blondel, 1967; Tianen & Hanski, 1985; Lo Valvo *et al.*, 1988; Senar *et al.*, 1994; Pérez-Tris *et al.*, 1999, 2000; Tellería & Carbonell, 1999). Así, el tamaño de los individuos de las diferentes poblaciones de una especie puede variar a lo largo de su distribución (James, 1970). Igualmente, la longitud alar y el diseño del ala reflejan al menos parcialmente la estrategia migratoria de la especie, por lo que también pueden ser empleados para diferenciar poblaciones sedentarias de migradoras (Lo Valvo *et al.*, 1988; Mulvihill & Chandler, 1991; Copete *et al.*, 1999; Pérez-Tris *et al.*, 1999, 2000).

El análisis detallado de la fenología y la estructura poblacional puede resultar también útil para contribuir al diseño de programas de seguimiento en grandes escalas, como el SACRE (Seguimiento de Aves Comunes Reproductoras), y detectar posibles deficiencias en ellos (p. ej. conocer si son migrantes las aves que se escuchan, si en determinados momentos algún grupo presenta menor detectabilidad, etc.). En este sentido, la combinación de los resultados de seguimientos mediante distintos métodos de muestreo que ofrezcan información complementaria es fundamental para la conservación de las poblaciones de passeriformes.

Paseriformes migradores asociados a vegetación de ribera en el centro de España

En la península Ibérica, los passeriformes asociados a la vegetación de ribera presentan problemas de conservación relacionados principalmente con la alteración o desaparición del hábitat (Martí & Del Moral, 2003). Los sotos de ribera se han visto reducidos al máximo por la explotación de los bordes de los cauces para el cultivo, la canalización de los ríos u otras infraestructuras hidráulicas, en especial en la región climática mediterránea (Costa *et al.*, 1998). Igualmente, los carrizales han quedado restringidos a pequeños enclaves debido a la desaparición de los humedales en favor de los cultivos, suelos industria-

les o urbanos, el encauzamiento de los márgenes o las quemadas incontroladas (Cobo *et al.*, 1991). El estudio de los passeriformes asociados a estos hábitats se hace, pues, urgente para poder abordar su conservación en un futuro próximo.

Pese a que los passeriformes migradores, en especial su distribución y origen, se llevan estudiando en la península Ibérica desde hace muchos años (Santos, 1981; Asensio, 1984; Cantos, 1992), para muchas especies hay aún poca información sobre la fenología a lo largo de su área de distribución en la Península, o sobre la estructura y dinámica poblacional, la biometría de las poblaciones, sus tasas de supervivencia, etc.

Esta Tesis recopila y analiza los resultados obtenidos en una línea de investigación sobre la biología de los passeriformes que emplean carrizales y sotos de ribera en el centro de España, basada en datos de anillamiento obtenidos en tres estaciones de esfuerzo constante entre 1995 y 2003. En primer lugar, se pretende obtener una fenología detallada para cada especie de las diferentes fases del ciclo biológico (migración, reproducción, muda e invernada) según su estatus en la zona, así como las diferencias fenológicas asociadas al sexo, la edad o la población de origen. El muestreo desarrollado a lo largo de muchos años y basado en datos de presencia, así como del estado fisiológico de las aves (condición física, estado reproductor, desarrollo de muda), permitirá que los resultados obtenidos recojan las variaciones interanuales y reflejen adecuadamente el patrón fenológico. Mediante el análisis de la grasa y del peso se podrán determinar las fases de migración, ya que la grasa es la principal reserva energética que el ave emplea durante su viaje y gran parte del incremento de peso que sufre se debe a la acumulación de grasa (Berthold, 1975; Blem, 1990; Jenni & Jenni-Eiermann, 1998). Se podrá corroborar la distribución espacio-temporal de las especies analizadas, constatando su presencia de forma habitual en determinadas fechas en el centro de España. Especial importancia tiene el poder diferenciar las poblaciones locales de las migrantes para poder alcanzar este objetivo, lo que se conseguirá con la individualización de las aves mediante su anillamiento.

Segundo, el análisis de la estructura poblacional permitirá conocer la composición por edades y sexos de las poblaciones, que podrá ser empleada para esclarecer patrones en la distribución

de las especies o cambios interanuales que muestren las tendencias poblacionales a corto plazo. Igualmente, la condición física ayudará a establecer patrones de distribución en las aves, pues se puede asumir que los individuos en mejor condición son más dominantes y ocuparán los hábitats óptimos o los mejores territorios (Cody, 1985).

En tercer lugar, se obtendrá la biometría de las poblaciones estudiadas de las distintas especies según edades y sexos, y se analizarán para ver si las diferencias encontradas permiten identificar en mano dichos grupos. El conocimiento que se tiene sobre la biometría de las especies de passeriformes procede en su mayoría de trabajos realizados en el centro y norte de Europa (Cramp, 1988, 1992; Svensson, 1996), mientras que faltan datos sobre las poblaciones de aves ibéricas, en especial de las reproductoras. Además, los criterios de sexado (p. ej. Svensson, 1996) deben ser cuidadosamente empleados pues, dadas las diferencias intraespecíficas, pueden ser útiles para algunas poblaciones pero no ser extrapolables al resto (Rising, 1987; Madsen, 1997). El análisis de la biometría puede ayudar a establecer el origen de las aves, pero para ello es preciso disponer de información sobre el tamaño de los individuos en las poblaciones reproductoras de distintas áreas geográficas. Por otro lado, mucha de la información biométrica procede de pieles de museos (Svensson, 1996), lo que puede suponer otra fuente de variación a la hora de describir la biometría de una especie ya que las medidas obtenidas en pieles –en especial la longitud alar– son generalmente menores dado el encogimiento producido al secarse la piel (Knox, 1980; Ebgelmoer *et al.*, 1983; King & Griffiths, 1994). La captura de aves para su anillamiento ofrece una buena oportunidad de estudiar la biometría en aves vivas, al tiempo que permite analizar los cambios que se producen a lo largo de la vida del ave.

Finalmente, se obtendrán las tasas de engorde durante el paso otoñal para aquellas especies que presenten un mínimo número de recapturas, con el objetivo de incrementar la información sobre las estrategias migratorias de las aves que migran a través del centro de España. La tasa de engorde y la cantidad de grasa acumulada determinan la estrategia de migración, la velocidad de migración y el éxito de la misma (Alerstam & Lindström, 1990). Las aves pueden elegir entre acumular poca grasa y volar cortas distancias o

incrementar mucho su carga de grasa para realizar solo uno o dos vuelos (Piersma, 1987). La determinación de las áreas de sedimentación y engorde a lo largo de las rutas migratorias es imprescindible para la conservación mundial de las especies migratorias (Bairlein, 1994).

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

Área de estudio

El trabajo de campo se desarrolló en el río Jarama en el sureste de la Comunidad de Madrid, en un carrizal y en dos sotos de ribera en los que se establecieron tres estaciones de anillamiento de esfuerzo constante (figura 1, tabla 1). El carrizal de Las Minas (San Martín de la Vega) está formado principalmente por carrizo (*Phragmites australis*), con manchas de caña (*Thypha domingensis*) y algunos sauces (*Salix alba*), chopos (*Populus* sp.) y juncos (*Juncus* spp.) dispersos (para más detalle sobre esta localidad véase De la Puente *et al.*, 2003). Los sotos de ribera de la Presa del Rey (Rivas-Vaciamadrid) y de Barajas (Madrid) presentan una vegetación compuesta mayoritariamente por tarajes (*Ta-*



Figura 1. Ubicación de las tres estaciones de anillamiento de esfuerzo constante.

- 1. Barajas (Madrid).**
- 2. Presa del Rey (Rivas-Vaciamadrid).**
- 3. Las Minas (San Martín de la Vega).**



Estación de Anillamiento de Barajas (Madrid). Redes dispuestas en la zona de fresnos y alisos al borde del río Jarama.

marix gallica), chopos (*Populus alba* y *P. nigra*), sauces (*Salix alba*) y zarzas (*Rubus* sp.); en Barajas hay también algunos fresnos (*Fraxinus angustifolia*) y alisos (*Alnus glutinosa*). Estas tres localidades distan entre sí menos de 30 km, se encuentran en el piso mesomediterráneo y presentan un clima mediterráneo templado-semiárido (Izco, 1984).

Las estaciones de anillamiento de esfuerzo constante

Las aves se capturaron una vez a la semana mediante redes japonesas, siguiendo la metodología de estaciones de anillamiento de esfuerzo constante (instalación de las redes siempre en un mismo número y tipo, en los mismos lugares y con un horario constante; p. ej. Anónimo, 2000). Con ello se disminuye la variabilidad debida al propio muestreo, y el número de capturas es comparable entre jornadas. La Estación de Anillamiento de Las Minas funciona desde abril de 1995 y cuenta con una longitud total de 138 m li-



Estación de Anillamiento de La Presa del Rey (Rivas-Vaciamadrid). Redes dispuestas en la zona de tarajes.

neales de red (144 m en 1995 y 132-144 m en 1996) dispuestas durante seis horas desde el amanecer (tabla 1). En las estaciones de Presa del Rey y Barajas el muestreo comenzó en abril de 1998, con 66 m y 96 m lineales de red respectivamente, funcionando durante cinco horas desde el amanecer. Para analizar con mayor detalle la migración postnupcial en el carrizal de Las Minas se realizaron varias campañas de anillamiento diario durante el otoño (del 1 al 30 de septiembre de 2000, del 16 agosto al 30 de septiembre de 2001, y del 16 de agosto al 15 de octubre en 2002 y 2003). Durante estas campañas se emplearon además 84 m lineales de red extra y todas las redes permanecieron abiertas durante seis horas desde el amanecer y cuatro horas antes del anochecer. Excepcionalmente, se modificó el horario de acción o número de redes dispuestas en los casos en que las condiciones naturales no permitieron mantener el esfuerzo constante (p. ej. en caso de lluvia, inundación del área de muestreo, etc.).



Vista del carrizal de Las Minas (San Martín de la Vega) en el que se ubica la estación de anillamiento. Al fondo se observan los cortados de yesos del río Jarama.

El muestreo de passeriformes mediante redes japonesas tiene múltiples ventajas en comparación con otros métodos de muestreo, como los transectos o las estaciones de escucha. Es un método objetivo que no depende del observador –ni de sus cualidades (Karr, 1981; Verner, 1985; Busse, 2000)– y que puede ser desarrollado exactamente igual por diferentes personas, lo que permite estudios a muy largo plazo o con mucho esfuerzo de muestreo, imposibles de realizar por

una única persona. Las redes se pueden disponer en hábitats con vegetación muy densa, como son los carrizales o los sotos de ribera, en los que no es posible realizar transectos o donde las aves son más difíciles de detectar (Bell *et al.*, 1968, 1973; Karr, 1981; Jenni *et al.*, 1996; Poulin *et al.*, 2000). Al contrario de las estaciones de escucha, el método no depende de la actividad canora de las aves, que puede variar a lo largo del año (Bell *et al.*, 1968, 1973), aunque la actividad de las

	Presa del Rey	Barajas	Las Minas
Municipio	Rivas-Vaciamadrid	Madrid	San Martín de la Vega
Coordenadas geográficas	40°18' N 3°32' O	40°28' N 3°31' O	40°13' N 3°35' O
Altitud (m.s.n.m.)	520	540	510
Puesta en funcionamiento	abril 1998	abril 1998	abril 1995
Horas de acción (desde el amanecer)	5	5	6 (+ 4)*
Metros lineales de red	66	96	138 (+ 84)*
Jornadas de trabajo	264 semanales	257 semanales	391 sem. (+197 diarias)*
Capturas diarias (media ± desv. est.)	33 ± 29	33 ± 21	95 ± 53 (108 ± 91)*
Capturas anuales (media ± desv. est.)	1.623 ± 279	1.666 ± 286	4.202 ± 617
Total capturas (hasta dic 2003)	8.772	8.410	63.488

Tabla 1. Características de las estaciones de anillamiento de esfuerzo constante y algunos resultados sobre el funcionamiento de las mismas. * Para la Estación de Anillamiento de Las Minas se diferencian entre las jornadas con frecuencia semanal y las jornadas con frecuencia diaria (entre paréntesis) desarrolladas en el marco de las campañas otoñales.



Estación de Anillamiento de Las Minas (San Martín de la Vega). Redes dispuestas en el carrizal, con las pasarelas que evitan la degradación de la vegetación.

aves puede afectar al número de capturas (Jenni *et al.*, 1996).

Mediante este método no se pueden calcular densidades, ya que desconocemos el radio de acción de las redes. Tampoco permite comparar abundancias entre especies, dada la diferente capturabilidad de las mismas en función de numerosas variables (p. ej. luz de la red, tamaño y peso del ave, detectabilidad y escape de la red; Pardieck & Waide, 1992; Jenni *et al.*, 1996; Remsen & Good, 1996), ni entre hábitats para una misma especie, debido a que la estructura del hábitat determina el número de capturas (Jenni *et al.*, 1996). Permite, sin embargo, comparar abundancias para una misma especie en un hábitat y establecer su fenología y dinámica anual e interanual, pues los datos de anillamiento de estaciones de esfuerzo constante pueden reflejar con fiabilidad la intensidad de paso de aves local y regionalmente, incluso a partir de una única estación (Zehnder & Karlsson, 2001; Nowakowski, 2002).

Manejo del ave en mano

Otra ventaja de este muestreo, es que al capturar el ave en mano se pueden tomar distintas variables (edad, sexo, biometría, condición física, estado fisiológico), lo que permite abordar estudios más detallados que con un muestreo de abundancia de aves.

Individualización, datado y sexado

Todas las aves capturadas se individualizaban mediante una anilla metálica, permitiendo identificar el ave en sucesivas capturas, bien para considerarla solo una vez (p. ej. en estudios biométricos para evitar pseudorreplicación), bien para analizar el cambio de determinados parámetros con el tiempo (p. ej. tasas de engorde).

Las aves fueron datadas y sexadas siempre que fue posible. Se empleó como principal criterio de datado el estado del plumaje y la presencia de diferentes generaciones de plumas según la pauta de muda de la especie (Jenni & Winkler, 1994; Svensson, 1996). Para el sexado durante la época reproductora se empleó la presencia de placa incubatriz y el desarrollo de la protuberancia cloacal (Svensson, 1996). En el Pechiazul, el sexo se determinó en función de los patrones de color del plumaje (Svensson, 1996; véase también Cortés *et al.*, 2002). En la caracterización de las poblaciones reproductoras, migrantes o invernantes se emplearon criterios de presencia de caracteres reproductores y criterios fenológicos basados en la evolución del peso y la grasa. Para la diferenciación de las subespecies de Pechiazul –única especie en la que se distinguen subespecies– se utilizó el color del plumaje y la longitud alar, pues el tamaño es el único carácter que permite diferenciar la subespecie *namnetum* (Cramp, 1988; Svensson, 1996; Eybert *et al.*, 1999).

Biometría

Para caracterizar el tamaño del ave es importante determinar las variables a tomar (Pascual & Senar, 1996), por lo que se seleccionaron tres medidas básicas. La longitud alar, entendida como la distancia entre la articulación carpal y la punta de la primaria más larga medida con el ala cerrada, es una de las medidas más ampliamente utilizadas en biometría (Svensson, 1996) y un buen indicador del tamaño en paseriformes (Gosler *et al.*, 1998). Se empleó el método de la cuerda

máxima (ala aplastada y estirada), recomendado en estaciones de anillamiento (p. ej. Bairlein, 1994; Busse, 2000), y que ofrece medidas más comparables y reproducibles en aves vivas (Svensson, 1996). Sin embargo, la longitud alar puede presentar problemas en las comparaciones, dada la dificultad en tomar la medida y la existencia de diversos métodos de medición de esta estructura (tres métodos diferentes según Svensson, 1996). Por esta razón, se midió también la longitud de la octava primaria (numerada descendientemente), según Berthold & Friedrich (1979), que ha demostrado ser una medida altamente repetible y replicable, además de más comparable entre aves vivas y pieles de museo (Jenni & Winkler, 1989). Estas dos medidas sufren variaciones estacionales debido al desgaste de la pluma y a los procesos de muda, y no se mantienen constantes a lo largo de la vida del ave (Flegg & Cox, 1977; Francis & Wood, 1989; Jenni & Winkler, 1994). Para controlar esta variación, se tomó una variable esquelética, la longitud del tarso (medida según el método de tarso doblado; Svensson, 1996), que es un buen indicador del tamaño y se mantiene constante a lo largo de la vida del ave (Senar & Pascual, 1997). Otras medidas esqueléticas de menor longitud (pico, cabeza), tienen el inconveniente de que requieren teóricamente una mayor precisión para poder marcar diferencias que con medidas que dan valores más altos, además de que son menos empleadas y cuentan con pocos datos para realizar comparaciones, por lo que no se tuvieron en cuenta.

Las medidas biométricas obtenidas en un estudio son científicamente útiles cuando son comparables y no dependen de las características del medidor (Busse, 2000). Lo ideal es que todos los datos sean tomados por la misma persona, lo que es imposible en estudios a largo plazo o en situaciones con un elevado número de capturas. Por ello, en el presente trabajo las medidas fueron tomadas por distintos anilladores, pero para asegurar que la variación entre distintos medidores fuera mínima se realizaron diversas jornadas de estandarización (Gardiazábal, 1998).

Condición física y estado fisiológico

Al capturar al ave en mano se nos ofrece una posibilidad única de estudiar su condición física, es decir el estado fisiológico en que se encuen-

tra un organismo y que influye en su comportamiento (Brown, 1996). El estudio de la condición física aporta información sobre el momento del ciclo biológico en que se encuentra el ave, pautas de distribución de hábitat, dominancia, etc. Existen muchas formas de medir la condición física en aves (Brown, 1996). En estudios a largo plazo con passeriformes el método más empleado como índice de condición física es el peso, ya que varía a lo largo del año dependiendo de las demandas fisiológicas del individuo. Es una variable fácil y rápida de obtener en campo, que no afecta al ave en ningún momento, a diferencia de los métodos invasivos (Brown, 1996). Para obtener un mejor indicador de la condición física es recomendable corregir el peso por el tamaño corporal, con el fin de eliminar la variación debida al distinto tamaño de las aves (Brown, 1996). En general, dicha corrección se realiza empleando medidas esqueléticas constantes en el tiempo (p. ej. el tarso; Senar & Pascual, 1997), en vez de variables del plumaje (p. ej. la longitud alar) para evitar las variaciones producidas por la muda o el desgaste del plumaje (Jenni & Winkler, 1994).

Por otro lado, en estudios migratológicos resulta de gran interés medir la carga de grasa que tienen las aves. El método más empleado es estimar visualmente la cantidad de grasa subcutánea presente en la región abdominal y la fúrcula, y codificarla mediante una escala predeterminada. La escala de Kaiser (1993) que emplea nueve niveles principales, es la más extendida en las campañas y estaciones de anillamiento europeas (Bairlein, 1994; Busse, 2000; Pinilla, 2000). Al igual que el peso, es un método rápido, no invasivo y no precisa instrumental de medida, aunque se debe tener cierta práctica en su toma (Rogers, 1991; Brown, 1996). Este método se ha mostrado como el más efectivo en aves de pequeño tamaño en las que otros métodos de medida de la grasa no son aplicables o son menos eficaces (Rogers, 1991, 2003). La grasa se puede combinar con otros indicadores morfológicos a la hora de corregir el peso para calcular mejores índices de condición física (Van der Meer & Piersma, 1994). En este caso, se obtendría un índice de la condición corporal del ave, independientemente de la carga de grasa que porte (p. ej. Pérez-Tris *et al.*, 2001).

Para caracterizar mejor el estado fisiológico del ave, se anotaron también el estado de la placa incubatriz y la presencia de huevos en el oviducto en las hembras (notables externamente), la presencia de protuberancia cloacal desarrollada en los machos y de muda activa en todas las aves.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN GENERAL

A continuación se presentan los principales resultados obtenidos en el desarrollo de esta Tesis, que se recogen con detalle en los capítulos sucesivos, así como una breve discusión integradora de los mismos. Al tratarse de capítulos relativos a una única especie se evitará mentar reiteradamente los capítulos de referencia.

Fenología y dinámica poblacional

En los distintos capítulos de esta tesis se describen la fenología y la dinámica poblacional de seis especies de passeriformes para los que no se disponía de información detallada en el centro peninsular (Anexo 1). Cuando ha sido posible en cada especie se ha diferenciado según edades y poblaciones. Ya que el método de sexado que se empleó solo es aplicable durante la reproducción, no se ha podido obtener con detalle la fenología y dinámica según sexos, salvo en el caso del Pechiazul. Sería preciso emplear otros métodos para identificar machos y hembras puesto que los criterios biométricos obtenidos tampoco permiten un sexado fiable para toda la población.

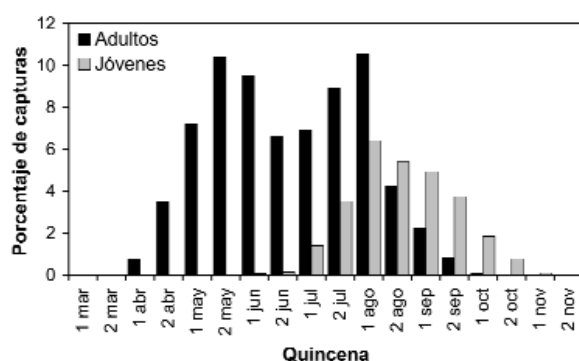
Los resultados obtenidos se basan en datos recopilados entre tres y nueve años de muestreo semanal con lo que son representativos y recogen las posibles variaciones interanuales que experimenta una especie debidas a cambios ambientales (Busse, 2000). En general, los estudios fenológicos realizados en otras localidades se basan en muestreos de campo más breves –uno o dos años (p. ej. García Peiró, 1995; Paracuellos, 1996; García Peiró & Esteve, 2001)–, y la frecuencia de muestreo suele ser menor (p. ej. quincenal), con lo que escasos trabajos muestran de forma tan precisa la fenología.

Evaluando el método para la obtención de este tipo de información, observamos que el mues-

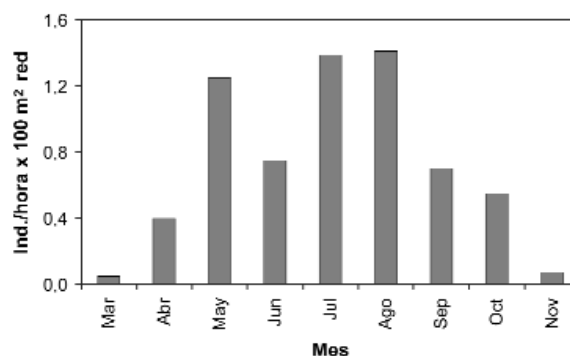
treo de passeriformes asociados a vegetación de ribera mediante redes japonesas es adecuado. Así, por ejemplo, en el Carricero Común la fenología obtenida es similar a la encontrada en estudios en los que también se muestrea mediante redes japonesas (García Peiró, 1995) y estaciones de censo (Paracuellos, 1996; figura 2). Sin embargo, difiere de la encontrada mediante el análisis de recuperaciones (Cantos, 1992), posiblemente por la mayor probabilidad de recaptura de las aves con periodos de estancia largos y que los migrantes tardíos tienen más probabilidad de morir accidentados (Bibby & Green, 1981). La fenología indicada por Cantos (1992) de esta especie se ha empleado en diversas obras de referencia sobre las aves de España (p. ej. Tellería *et al.*, 1999), presentando una fenología retrasada con respecto a lo que se detecta mediante estaciones de anillamiento. Igualmente, la fenología descrita para Carricero Tordal muestra variaciones según la metodología de censo, posiblemente debido a cambios en la detectabilidad de la especie a lo largo del año, por variaciones en su actividad canora (Capek & Kloubec, 2002). Diferentes resultados en la detección de passeriformes atendiendo a distintos métodos de muestreo ya habían sido indicados previamente (Pagen *et al.*, 2002), por lo que la comparación de distintas metodologías resulta de gran interés, tanto para la selección del método más adecuado para cada especie, como para complementar información con ellos.

El ciclo biológico de los passeriformes

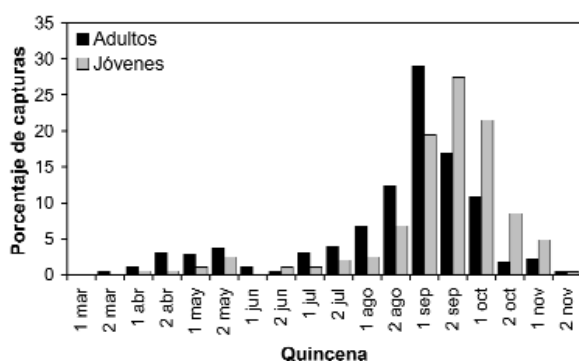
En nuestros resultados se detalla no solo la fenología migratoria, sino también la reproductora en el caso de los adultos y la de muda para ambas edades, solo posibles de obtener capturando las aves. De esta manera se puede conocer con detalle la fenología de las distintas fases del ciclo biológico de las especies. En el Zarcero Común no se tenía buen conocimiento de la muda que desarrolla en Europa; así, constatamos que tanto jóvenes como adultos realizan una muda parcial antes de comenzar la migración otoñal postnupcial que afecta a parte de las plumas del cuerpo, y al menos parte de la población local realiza esta muda parcial en las áreas de cría. Este hecho no había sido confirmado en el caso de los adultos, ni documentado para los jóvenes (Cramp, 1992;



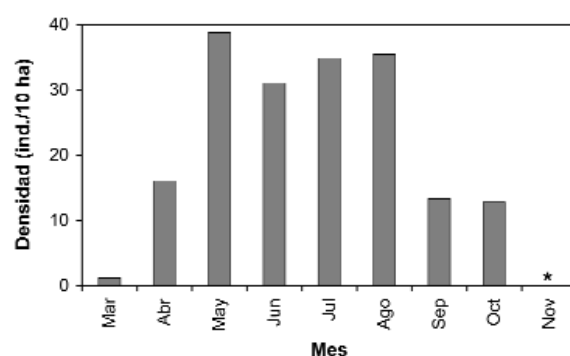
Las Minas (Madrid), abril 1995-diciembre 2003, redes japonesas (presente estudio).



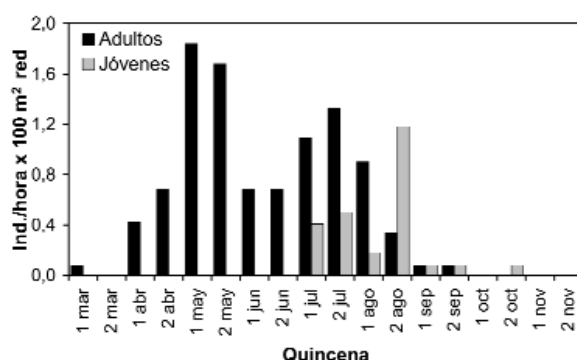
Parque Natural del Hondo (Alicante), marzo 1992-febrero 1994, redes japonesas (modificado de García Peiró & Esteve, 2001).



Península Ibérica, hasta 1990, recuperaciones de aves anilladas (modificado de Cantos, 1992).



Albufera de Adra y Guardias Viejas (Almería), noviembre 1991-octubre 1992, estaciones de censo (datos de Paracuellos, 1996). * Detectado fuera de censo.



Parque Natural del Hondo (Alicante), marzo-octubre 1992, redes japonesas (modificado de García Peiró, 1995).

Figura 2. Comparación de la fenología del Carricero Común obtenida en distintos trabajos con distintos métodos de muestreo.

Jenni & Winkler, 1994; Svensson, 1996). Igualmente, al menos parte de las poblaciones reproductoras de Carricero Común, Carricero Tordal y Ruiseñor Común realizan la muda postjuvenil o postnupcial en sus áreas de cría. Además, en-

contramos que una pequeña parte de la población de Carricero Tordal realiza una muda completa en el área antes de comenzar la migración otoñal. En las últimas décadas se han descrito cada vez más casos de muda de primarias en esta

especie en Europa que, al igual que en nuestra área de estudio, dejan de ser casos aislados para afectar a cierta parte de la población (Spina, 1990; Copete *et al.*, 1998). En el futuro, será interesante continuar con el seguimiento de esta especie atendiendo especialmente al desarrollo de su muda, pues podría tratarse de un cambio en el patrón de muda.

En el ciclo biológico del Carricero Tordal, el Zarcero Común y el Ruiseñor Común, las fases de migración, reproducción y muda están sincronizadas de manera que apenas coinciden en el tiempo, como ocurre en la mayoría de las especies migradoras. Sin embargo en el Carricero Común se produce un solapamiento entre muda y migración, y las distintas fases no están perfectamente separadas en el tiempo. Encontramos además que la muda parcial afecta a la tasa de engorde, aunque de distinta manera según edades, implicando que el solapamiento entre muda y migración conlleva ciertos costes (Herremans; 1990; Jenni & Winkler, 1994; Pérez-Tris *et al.*, 2001).

Por otro lado, la fenología de muda y migración de los jóvenes de las cuatro especies de sílvicos está más retrasada en el tiempo con respecto a la de los adultos: realizan la muda postjuvenil más tarde, comienzan a acumular grasa y a engordar después que los adultos, el máximo de capturas en la migración otoñal está más atrasado en el tiempo y abandonan los últimos el área de estudio. La diferencia en la fenología migratoria entre edades puede deberse a que los adultos abandonan las áreas de cría antes que los jóvenes al acumular grasa rápidamente tras finalizar los cuidados parentales (Koskimies & Saurola, 1985; Chernetsov, 1998). Por otro lado, los jóvenes pueden tardar más en abandonar los lugares de nacimiento (Redfern & Alker, 2002) al realizar movimientos de dispersión exploratorios (Baker, 1993; Nielsen & Bensch, 1995). Además, parecen migrar con una dirección menos definida que los adultos (Insley & Boswell, 1978) y a menor velocidad (Ellegren, 1990b, 1993), bien por precisar más tiempo para engordar en los lugares de descanso (Veiga, 1986), o por migrar a menor velocidad al poseer alas más cortas (Alatalo *et al.*, 1984).

Particularmente interesante es el estudio del Carricero Común, pues por primera vez en Es-

paña se describe la fenología de la población reproductora; hasta el momento, solo se había descrito la fenología de la especie sin diferenciar poblaciones. La población local llega al área de estudio más tarde que la migrante y se marcha antes, por ello, la fenología obtenida para la especie en general –sin identificar poblaciones–no resulta útil para describir la fenología de las poblaciones ibéricas, debido a que la migración de aves de poblaciones más norteñas enmascara la presencia de las aves locales. Por el contrario, en las otras especies reproductoras no parece haber un importante paso migratorio de poblaciones más norteñas –como apunta el hecho de que no haya un pico destacable de paso durante la primavera o el otoño y por la ausencia de recuperaciones de aves extranjeras–, por lo que la fenología de la especie obtenida con metodologías que no separen poblaciones puede ser usada para inferir la fenología de la población reproductora en el área de estudio o zonas cercanas.

Distribución espacio-temporal

Nuestros resultados indican que al menos una pequeña parte de las poblaciones del oeste de Europa de Carricerín Común paran en Iberia, tanto en primavera como en otoño. Este paso se produce todos los años y sigue un patrón fenológico homogéneo, por lo que no se trata de una parada accidental u ocasional, ni se debe a que las aves se vean obligadas a detenerse por no poder alcanzar sus áreas de sedimentación habituales. El conocimiento que se tenía de la migración del Carricerín Común indicaba que esta especie presentaba principalmente dos estrategias: un vuelo directo sin paradas entre las áreas de cría y de invernada, o un vuelo con una parada en el norte de Francia o sur de Inglaterra (Bibby & Green, 1981; Koskimies & Saurola, 1985; Ormerod, 1990; Schaub & Jenni, 2000a, b, 2001), aunque Ormerod *et al.* (1991) añaden una tercera estrategia de migración con parada en Iberia o en el norte de África antes de atravesar el Sahara. El paso y parada en España durante el otoño del Carricerín Común ya habían sido indicados por algunos autores basándose en datos de no más de dos años (De la Puente *et al.*, 1997; Grandío, 1998, 1999). Nuestro trabajo confirma y detalla la existencia de ese paso a lo largo de muchos años, y describe el paso primaveral que hasta aho-

ra no se había estudiado. Esto demuestra que las áreas de paso aún no se conocen con detalle para algunas especies, aunque hayan sido ampliamente estudiadas en algunas zonas de sus áreas de distribución, como lo ha sido el Carricerín Común. Además, las diferencias interanuales en la proporción de edades de la población migradora en Madrid se correlacionan con el éxito reproductor de las poblaciones británicas de Carricerín Común. La falta de alimento a lo largo de la ruta migratoria ha resultado ser una de las causas de la reciente disminución del Carricerín Común en Europa (Spina & Bezzi, 1990), por lo que los trabajos sobre su ecología migratoria son de gran importancia para su conservación.

En el caso del Pechiazul hemos podido describir por primera vez la invernada de la especie en el centro peninsular, pues hasta ahora solo había publicados algunos casos de individuos invernando y no se había descrito una verdadera invernada (Bueno, 1990; Tellería *et al.*, 1999; Hernández *et al.*, 2003). Así, vemos que esta especie atraviesa el área de estudio en buen número, pero una parte de los individuos se quedan a pasar el invierno, siguiendo un patrón constante todos los años y mostrando una elevada tasa de retorno, por lo que su presencia en invierno en el centro de España tiene que dejar de ser considerada como ocasional. La población invernante y la no invernante presentan estructura, biometría y condición física similares, por lo que los individuos invernantes no parecen ser aves que por alguna razón (p. ej. pequeño tamaño, mala condición física, inexperiencia), sean incapaces de alcanzar sus áreas de invernada habituales en África. Sin embargo, invernar en la península Ibérica puede resultar ventajoso, ya que las aves que pasan el invierno más cerca de sus áreas de reproducción, pueden llegar allí antes que las que invernan en África, incrementando la probabilidad de un mayor éxito reproductor (Potti & Montalvo, 1991; Aebischer *et al.*, 1996; Lozano *et al.*, 1996). Nuestros resultados apuntan a esta hipótesis: la población invernante está formada principalmente por machos, que llegan a la zona de invernada puntualmente y están en mejor condición física que otras aves en invierno; además, la tasa de retorno de la población invernante es elevada. De forma similar, en la Curruca Capirotada también se ha descrito un nuevo área de invernada en

las últimas décadas, que puede suponer numerosas ventajas para esas poblaciones (menor competencia en las nuevas zonas de invernada, menor distancia de migración, regreso más temprano a las zonas de cría, y más temprana ocupación de los territorios; Berthold, 1995). Estos rápidos cambios en la estrategia migratoria y zonas de invernada se asocian con cambios en el medio originados por el hombre (Adriassen *et al.*, 1993; Berthold, 1995), de manera que se incrementan los recursos que permiten la supervivencia de la especie en esa área durante el invierno (p. ej. comederos en el caso de la Curruca Capirotada). Aunque en el caso del Pechiazul se desconocen las razones de la expansión de su área de invernada, su presencia en la península Ibérica en invierno se puede haber favorecido por el incremento de los cultivos de regadío (J. de la Puente y J. A. Cortés com. pers.).

Estructura poblacional

La proporción de edades como índice de productividad

En muchos estudios de marcado y recaptura de aves se emplea como estima de la productividad la proporción de jóvenes respecto al número de adultos (p. ej. Du Feu & McMeeking, 1991; Peach, 1993), valor que para algunas especies se ha encontrado que se correlaciona bien con el número de pollos anillados (Du Feu & McMeeking, 1991). Esta proporción no debe ser considerada como una medida absoluta de la productividad ya que, en general, el número de jóvenes capturados en estaciones de anillamiento es pequeño, posiblemente por una rápida dispersión juvenil que implicaría un rápido abandono del área de cría por parte de los individuos nacidos en la localidad, con el fin de realizar movimientos exploratorios por la zona para reorientarse a su regreso (Nielsen & Bensch, 1995). Así, las productividades obtenidas para las especies reproductoras son muy bajas (tabla 2). Sin embargo, esa proporción resulta muy útil para detectar cambios interanuales en la productividad (Peach *et al.*, 1996). Para las poblaciones reproductoras analizadas no se han observado cambios anuales significativos del índice de productividad calculado en el Carricero Tordal y en el Zarcero Común, aunque sí para el Ruiseñor Común y para el Carricero Común. Sería preciso obtener las tendencias

Especie	Población	Jóvenes/Adultos	Machos/Hembras
Carricerín Común	Paso otoñal	1,2 (0,7-1,6)	-
Carricero Común	Reproductora	0,2 (0,1-0,3)*	1,8 (1,1-2,9)*
	Paso otoñal	0,9 (0,6-1,1)*	-
Carricero Tordal	Reproductora	0,2 (0,1-0,2)	0,6 (0,4-0,8)
Zarcero Común	Reproductora	0,3 (0,2-0,4)	1,4 (0,9-2,0)
Ruiaseñor Común	Reproductora (carrizal)	0,4 (0,2-0,8)*	3,1 (1,5-6,0)
	Reproductora (soto)	0,4 (0,2-0,7)*	2,1 (1,8-2,7)
Pechiazul	Paso otoñal	1,2 (machos: 1,2; hembras: 1,2)	1,7 (adultos: 1,6; jóvenes: 1,7)
	Invernante	1,3 (machos: 1,2; hembras: 1,4)	2,7 (adultos: 2,9; jóvenes: 2,5)
	Paso primaveral	1,2 (machos: 0,9; hembras: 1,8)	1,4 (adultos: 2,0; jóvenes: 1,0)

Tabla 2. Proporciones de edades (jóvenes/adultos) y de sexos (machos/hembras) de las distintas poblaciones de las especies estudiadas. Se indica la media de todos los años y su rango, así como si existen diferencias significativas entre años (*). En el caso del Pechiazul se emplean todos los años agrupados dado el pequeño tamaño de la muestra y se detallan las proporciones por edad y sexo.

en esos índices a largo plazo para poder detectar posibles disminuciones en la productividad que afecten a la conservación de la especie.

Durante el paso otoñal, se han observado ligeras variaciones anuales –aunque no significativas– en la proporción de edades en el Carricerín Común, que se correlacionan con la proporción de edades obtenida en el programa CES para el estudio de las poblaciones reproductoras británicas. Esto indica que el estudio de las poblaciones migrantes de Carricerín Común en España puede complementar los trabajos realizados con la especie en sus áreas de cría. Ya se había demostrado en estudios previos que la captura de aves en estaciones de anillamiento de esfuerzo constante permite detectar tendencias en especies que se encuentran solo en paso por la zona, y que además son representativas de las tendencias que presentan en sus áreas de reproducción (Dunn *et al.*, 1997). Igualmente, Safriel & Lavee (1991) encuentran que las capturas de diversos passeriformes en un lugar de sedimentación durante la migración otoñal, se correlacionan con las abundancias de reproductores en Europa. Con una especie migrante para la que conocemos su principal procedencia y contamos con información sobre la productividad de sus poblaciones reproductoras en esa zona, hemos comprobado que los datos de estaciones de anillamiento en paso pueden ser de utilidad para saber en parte cómo fue la reproducción previa. De igual manera, se podrían emplear los datos obtenidos de otras especies para inferir cuestiones similares. Así, los

años en que las poblaciones migrantes presentan pocas aves jóvenes o se encuentren en peor condición física, probablemente la reproducción haya sido menos exitosa.

Por otro lado, la proporción de edades que encontramos durante el paso otoñal para el Carricero Común y para el Carricerín Común es menor que la esperable –ya que en esta época hay una gran cantidad de jóvenes–, y que la encontrada en otros lugares (p. ej. Grandío, 1999). Diferencias en las rutas migratorias entre edades, una elevada mortalidad de los jóvenes durante su primer vuelo migratorio o una diferente selección del hábitat en la migración pueden ser algunas de las razones que expliquen el bajo número de jóvenes que capturamos en el centro de España en comparación con el número de adultos. Sería necesario realizar futuros estudios a mayor escala sobre la migración de estas especies para poder explicar la proporción de edades observada.

Proporción de sexos en las poblaciones reproductoras

Teniendo en cuenta que, según la metodología empleada (redes japonesas sin cebos ni reclamos), se deberían capturar ambos sexos por igual, se observa un mayor número de machos que de hembras en el Zarcero Común, el Ruiaseñor Común y el Carricero Común (tabla 2). Dado que se trata de especies principalmente monógamas (Cramp, 1988, 1992), la causa del desvío observado podría ser una baja actividad de las hembras que se encuentran incubando, así como una mayor movilidad de los machos que defienden sus territorios.

Lamentablemente, debido al método empleado para sexar los individuos (por caracteres reproductores), no es posible obtener la evolución temporal de las capturas para cada sexo por separado con el fin de comprobar estas hipótesis. Por otro lado, la proporción de sexos puede estar sesgada hacia los machos, pues la combinación de diferencias en la dispersión natal, migración, tamaño, inversión de los padres en la reproducción, etc., puede producir una mayor mortalidad en las hembras (Breitwisch, 1989), aunque sería preciso comparar las tasas de supervivencia entre sexos para demostrarlo.

Estructura poblacional a lo largo de la invernada

En el caso del Pechiazul hemos analizado la variación en la proporción de edades y sexos a lo largo de la invernada en el centro de España. Aunque no se obtienen diferencias significativas en la estructura poblacional entre el paso otoñal, la invernada y el paso primaveral, se observa que a lo largo de los meses se producen ligeros cambios. Así, los machos son el grupo más abundante durante el invierno, mientras que en los pasos la proporción de sexos está más igualada. Los jóvenes son más abundantes que los adultos en los tres periodos. Esta estructura ayuda a explicar la presencia de esta especie en el área de estudio durante el invierno, como se ha indicado anteriormente.

Biometría

Se ha obtenido la biometría básica de seis especies de passeriformes que se reproducen en nuestras latitudes en carrizales y sotos de ribera (Anexo 2). En todos los casos se ha tenido en cuenta la población (reproductora local, invernante, migrante), y se ha diferenciado entre clases de sexo y de edad (joven del año, segundo año, adulto) cuando fue posible. Hasta donde sabemos, la biometría de las poblaciones exclusivamente reproductoras de la península Ibérica de Carricero Común, Carricero Tordal, Zarcero Común y Ruiseñor Común no había sido descrita, y existen pocos datos sobre las poblaciones meridionales de estas especies (Cramp, 1988, 1992; Merom *et al.*, 1999). Además, en muchos trabajos en los que se presentan datos biométricos de las mismas no diferencian según edades, sexos o poblaciones, va-

riables que como se verá pueden influir en las medidas biométricas.

Diferencias entre poblaciones

La biometría de las poblaciones ibéricas de Carricero Tordal, Zarcero Común y Ruiseñor Común es muy similar a la de otras localidades de su área de distribución (Cramp, 1988, 1992; Svensson, 1996), aunque dada la heterogeneidad de las muestras disponibles no es posible realizar comparaciones estadísticas. Por el contrario, los carriceros comunes ibéricos son de menor tamaño que los del centro y norte de Europa. Esto apuntaría a que las especies ampliamente distribuidas presentan mayores variaciones entre sus poblaciones, como ocurre, por ejemplo, en el Colirrojo Tizón (Blondel, 1967). Así, de entre las especies analizadas, el Carricero Común es la que presenta una distribución más amplia, mientras que el Zarcero Común y el Ruiseñor Común se distribuyen mayoritariamente alrededor del Mediterráneo (Hagemeijer & Blair, 1997). Sería preciso continuar con el análisis de la biometría del Carricero Común, para tratar de encontrar criterios que permitan diferenciar según su morfología las poblaciones ibéricas de las del norte y centro de Europa, lo que sería de gran interés para el estudio de la migración de esta especie en la península Ibérica.

Las poblaciones invernantes de Pechiazul muestran una biometría similar a la de las poblaciones reproductoras de las subespecies *cyaneacula* y *namnetum* (Cramp, 1988; García Peiró, 1997; Eybert *et al.*, 1999; García *et al.*, 2000), lo que junto con los patrones de color y los controles de aves extranjeras ayudan a corroborar el origen de las aves que pasan por, e invernán en, la península Ibérica. Dado que la biometría es también similar a la obtenida para las poblaciones reproductoras españolas (García *et al.*, 2000), que dichas poblaciones –reconocidas por algunos autores como de la subespecie *azuricollis* (p. ej. Zink *et al.*, 2003)– no se pueden diferenciar en mano de las del centro y norte de Europa (Svensson, 1996), y que no tenemos controles de esas aves, no podemos aportar información sobre la invernada de los pechiazules que crían en la península Ibérica.

Diferencias entre sexos

Se obtuvieron las medidas biométricas según sexos de las poblaciones reproductoras de Carri-

Edad	Sexo	Ala (mm)		ACT		Octava primaria (mm)			Tarso (mm)		
		Macho	Hembra			Macho	Hembra		Macho	Hembra	
Carricero Común	Adulto	64,6	63,4	***	***	49,9	48,7	***	22,09	21,66	***
	Joven	63,4	62,1	***	***	48,7	47,7	***	22,22	21,61	***
Carricero Tordal	Adulto	96,3	92,7	***	***	73,6	70,5	***	28,83	27,79	***
	Joven ♦	94,0	90,4	**	ns	70,7	67,7	*	29,92	27,44	*
Zarcero Común	Adulto	67,2	65,4	***	***	51,0	49,5	***	20,30	20,02	+
Ruiaseñor Común	+ 2º año	84,4	82,8	***	***	64,9	63,6	***	27,01	26,85	*
	2º año	82,5	80,9	***	***	63,2	61,8	***	27,03	26,77	*
	Joven ♦	83,7	81,9	ns	ns	64,0	62,3	+	27,43	27,09	ns
Pechiazul	Adulto	76,5	72,9	***	***	57,9	54,9	***	26,44	25,67	**
	Joven	74,7	72,8	***	***	56,7	55,1	***	26,26	25,90	**

Tabla 3. Comparación entre sexos según especies y edades de las medias de longitud alar, longitud de la octava primaria y longitud del tarso. Se incluye, además, la comparación de la longitud del ala independientemente del tamaño del ave (ala controlando por el tarso, ACT). ♦ algún grupo con $n \leq 5$. ns $p > 0,05$; + $p \approx 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,001$.**

cero Común, Carricero Tordal, Ruiaseñor Común y Zarcero Común, que no estaban descritas en la península Ibérica. Además, para las tres primeras fue posible obtener la biometría de los jóvenes según sexos gracias a la recaptura de las aves en años posteriores, pues durante su primer año de vida no es posible determinar el sexo en mano. Dicha información solo se obtiene en estudios a largo plazo, donde las aves son recapturadas varias veces a lo largo de su vida, o mediante el sexado genético de los individuos. También se obtuvo la biometría según sexos y edades de la población invernante de Pechiazul.

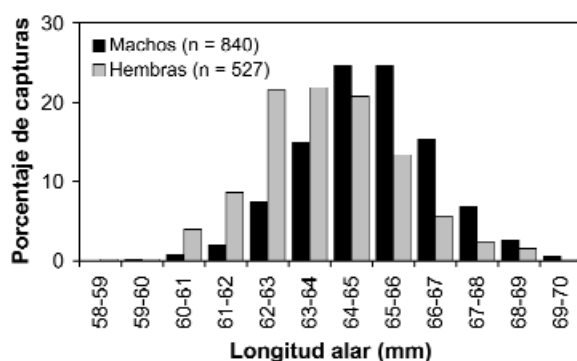
Se encontraron diferencias significativas en el tamaño corporal entre machos y hembras independientemente de la edad del ave (tabla 3). Los machos presentan alas y tarsos más largos que las hembras, aunque solo en el Carricero Tordal y en el Zarcero Común esta diferencia es lo suficientemente grande como para permitir el sexado de algunos individuos en el campo (figura 3). Sin embargo, el empleo de la longitud alar como método de sexado es poco recomendable ya que sólo permite identificar los individuos de tamaño más extremo (p. ej. un 39% de los machos y un 7% de las hembras en el Zarcero Común). Además, el plumaje del Carricero Tordal sufre un importante desgaste a medida que transcurre la estación reproductora, posiblemente por la actividad en el nido y la mayor actividad de búsqueda de alimento (Van Valen, 1967; Flegg & Cox, 1977; Francis & Wood, 1989). Esto hace que las medidas

de ala y octava primaria disminuyan con el tiempo, con lo que el método de sexado indicado por Svensson (1996), debe ser tomado con cautela. Las medidas de tarso difieren significativamente entre machos y hembras pero en una magnitud insuficiente como para poder ser aplicadas como método de sexado.

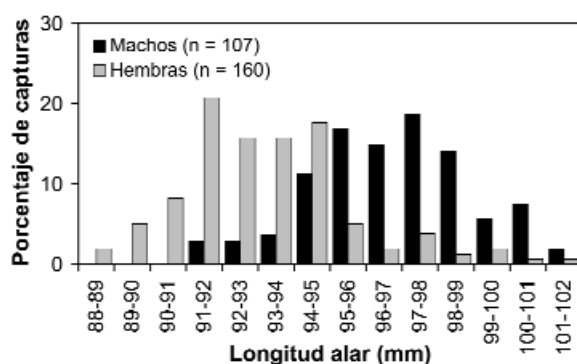
En general, el dimorfismo sexual en tamaño en paseriformes se ha explicado en términos de competencia intraespecífica durante la reproducción, al ser los machos los que establecen y defienden el territorio donde se asienta la pareja, por lo que presentarían mayor tamaño en comparación con las hembras (Cramp, 1988, 1992). Con el fin de comparar la magnitud del dimorfismo sexual entre especies independientemente del tamaño de las mismas, así como entre edades cuando fue posible, se obtuvo un índice de dimorfismo sexual (IDS) calculado como el logaritmo de la media de la medida de los machos dividido por la media de la medida de las hembras (para más detalle sobre este índice véase Greenwood, 2003).

El Carricero Común, el Ruiaseñor Común y el Pechiazul (Cramp, 1988, 1992), presentan un patrón similar en las diferencias entre sexos (tabla 3): los machos son significativamente más grandes que las hembras, tanto en medidas de plumaje como en esqueléticas, si bien estas diferencias no son lo suficientemente importantes como para emplearlas como criterio de sexado en el campo. Sin embargo, la población adulta in-

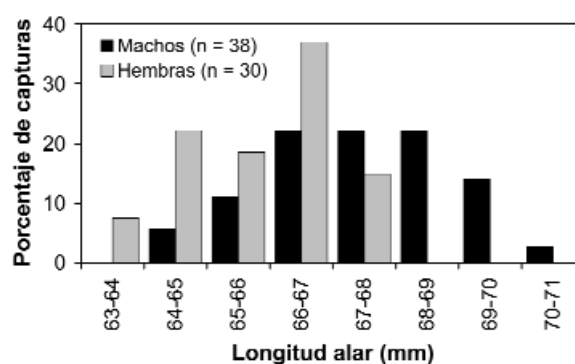
Carricero Común, adultos.



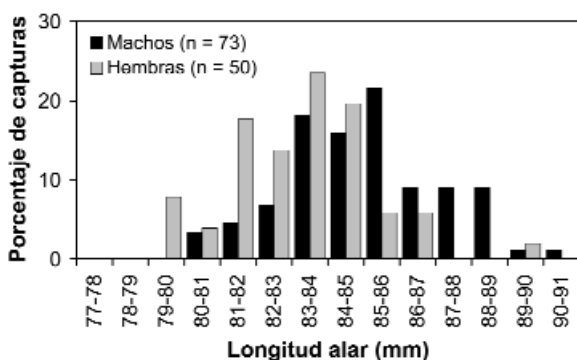
Carricero Tordal, adultos.



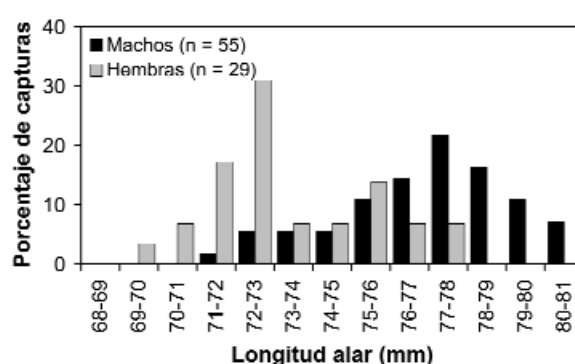
Zarcero Común, adultos.



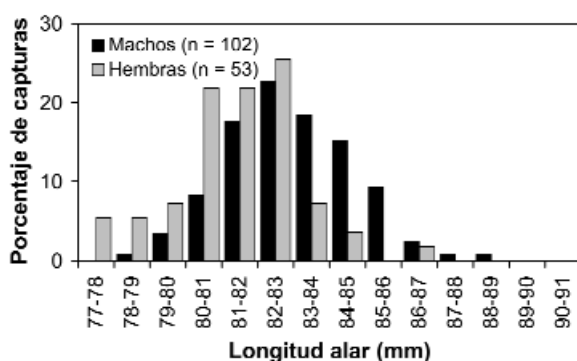
Ruiseñor Común, más de dos años.



Pechiazul, adultos.



Ruiseñor Común, segundo año.



Pechiazul, jóvenes.

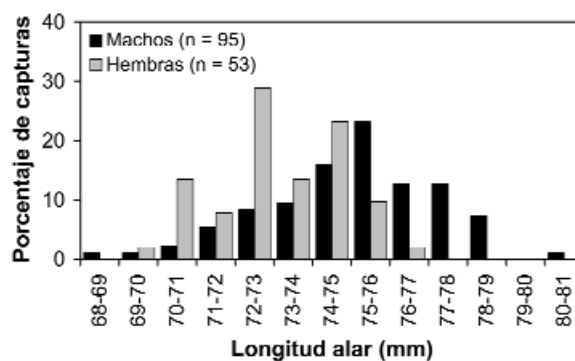


Figura 3. Distribución de las frecuencias alares (indicada como porcentaje de capturas) según sexos de las poblaciones reproductoras o invernantes de las especies analizadas según edades (solo se incluyen las edades para las que se dispone de suficiente tamaño muestral). En la leyenda se indica entre paréntesis el tamaño muestral para cada grupo.

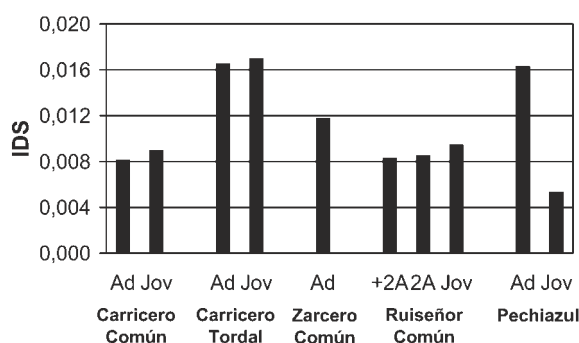


Figura 4. Índice de dimorfismo sexual (IDS) de la longitud alar según edades para las poblaciones locales de Carricero Común, Carricero Tordal, Zarcero Común y Ruiseñor Común, y para la población invernante de Pechiazul.

vernante de Pechiazul presenta un mayor IDS – casi el doble que las otras dos especies y próximo al del Carricero Tordal –, mientras que los jóvenes son más similares entre sexos (figura 4). Esto puede deberse a que este índice se ha calculado para la población invernante de la especie y no para la reproductora. Durante la invernada el Pechiazul es aparentemente territorial (Cramp, 1988). De hecho, en el centro de España hemos encontrado que la población invernante está formada principalmente por machos adultos y que éstos presentan una mejor condición física que el resto de los grupos, apuntando a que, efectivamente, existe dominancia entre individuos. Por ello, es posible que el IDS encontrado se deba en parte a un efecto de dicha dominancia. Por otro lado, el Carricero Tordal es la única especie que presenta poliginia frecuentemente (Cramp, 1992), y como era esperable, presenta una mayor diferencia en el tamaño entre sexos, independiente del tamaño del ave. Un caso particular es el del Zarcero Común, pues ambos sexos presentan similar tamaño esquelético –según el tarso–, pero los machos tienen las alas más largas que las hembras.

Cabe destacar que para las poblaciones reproductoras las diferencias entre sexos ya están presentes en las aves juveniles en una magnitud muy similar a la encontrada en las aves adultas, siendo muy similares los IDS entre edades (figura 4), con lo que el dimorfismo sexual aparece en el primer año de vida y en el momento en que las aves abandonan el nido, como se ha encon-

trado también en otros passeriformes (King & Griffiths, 1994).

Además, independientemente del tamaño del ave, los machos presentan alas proporcionalmente más largas que las hembras (figura 3). Esta diferencia morfológica podría relacionarse con presiones de selección diferentes sobre la migración en machos y hembras. Si los machos se encargan de establecer los territorios de cría, deberían experimentar una selección más fuerte que las hembras en favor de una llegada más temprana, lo que podría conseguirse mediante una mejor preparación del viaje en África o una mayor velocidad de migración. Estudios previos han demostrado que alas proporcionalmente más largas reducen el gasto energético y favorecen vuelos de mayor duración (Pennycuik, 1989), con lo que se incrementaría la velocidad de migración. De esta manera los individuos que lleguen primero ocuparían los mejores territorios lo que incrementaría sus posibilidades de una reproducción más exitosa (Bensch & Hasselquist, 1991; Hasselquist, 1998; Potti, 1998). Esto podría explicar las importantes diferencias encontradas en la longitud alar entre sexos en el Zarcero Común, aunque sería preciso analizar en detalle la fenología según sexos para comprobarlo.

Diferencias entre edades

Las diferencias en la biometría también aparecen en las distintas clases de edad (Alatalo *et al.*, 1984; Brown & Bhagabati, 1998; Merom, *et al.*, 1999). Para las especies estudiadas, los adultos presentan alas de mayor longitud que los jóvenes independientemente del sexo, mientras que no difieren en la longitud del tarso (tabla 4), lo que corrobora que mientras las medidas esqueléticas como el tarso se mantienen constantes a lo largo de la vida del ave, las variables de plumaje sufren cambios con la edad. Estas diferencias se habían descrito previamente para algunas de estas especies (Cramp, 1988, 1992).

En los passeriformes se ha observado una tendencia general a que los adultos presenten alas más largas que los jóvenes durante su primer año de vida, especialmente en aquellas especies cuyos juveniles no reemplazan primarias en la muda postjuvenil (Alatalo *et al.*, 1984). Sin embargo, la medida esquelética del tarso se mantiene constante a lo largo de la vida del ave (Senar & Pas-

Especie	Sexo	Ala (mm)		ACT		Octava primaria (mm)			Tarsos (mm)		
		Adulto	Joven			Adulto	Joven		Adulto	Joven	
Carricerín Común	Todos	64,9	64,7	ns	ns	49,3	49,3	ns	20,64	20,76	ns
Carricero Común	Macho	64,6	63,4	***	***	49,9	48,7	***	22,09	22,22	ns
	Hembra	63,4	62,1	***	***	48,7	47,7	***	21,66	21,61	ns
Carricero Tordal	Todos	94,4	94,4	*	*	72,1	70,0	**	28,34	28,20	ns
Zarcero Común	Todos	66,2	64,3	***	***	50,2	48,6	***	20,19	20,22	ns
Ruiaseñor Común	Macho	84,4	82,5	***	***	64,9	63,2	***	27,01	27,03	ns
	Hembra	82,8	80,9	***	***	63,6	61,8	***	26,85	26,77	ns
Pechiazul	Macho	76,5	74,7	***	***	57,9	56,7	***	26,44	26,26	ns
	Hembra	72,9	72,8	ns	ns	54,9	55,1	ns	25,67	25,90	ns

Tabla 4. Comparación entre edades según especies y sexos de las medias de longitud alar, longitud de la octava primaria y longitud del tarso. Se incluye, además, la comparación de la longitud del ala independientemente del tamaño del ave (ala controlando por el tarso, ACT). En el Ruiaseñor Común los jóvenes se refieren a aves de segundo año. ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

cual, 1997; Potti & Merino, 1994), ya que el crecimiento del tarso se completa antes de salir del nido en muchas especies (Alatalo & Lundberg, 1986; Van Noordwijk *et al.*, 1988; Smith, 1993).

La diferencia en la morfología alar según clases de edad ha sido explicada como un compromiso entre la actividad migratoria y la maniobrabilidad (Alatalo *et al.*, 1984). Por un lado, la menor longitud alar junto con la forma más redondeada en los jóvenes puede favorecer la maniobrabilidad y aumentar así la tasa de supervivencia en aves que, por ser inexpertas, son más vulnerables al ataque de los depredadores que los adultos y menos eficaces en la alimentación (Alatalo *et al.*, 1984). Por el contrario, en los adultos se primaría una mejor eficacia de sus viajes migratorios y una mayor velocidad de migración, con lo que presentarían alas más largas y apuntadas que los jóvenes, y la ligera disminución de la maniobrabilidad sería contrarrestada por su experiencia. Así pues, si existe un compromiso entre maniobrabilidad y velocidad en el vuelo, el diseño óptimo de morfología alar variará entre especies y dentro de especies (Alatalo *et al.*, 1984; Pérez-Tris & Tellería, 2001). La existencia de diferentes fuerzas selectivas que actúan sobre la forma del ala sugiere que las variaciones en la morfología alar están sujetas a un compromiso entre las ventajas aerodinámicas y los costes de la depredación.

En el caso del Carricerín Común no se encuentran diferencias entre jóvenes y adultos cap-

turados durante el paso otoñal, posiblemente debido a que los adultos presentan un fuerte desgaste de las plumas –que en esas fechas tienen casi un año y han soportado dos viajes migratorios y una reproducción–, por lo que presentarían la misma longitud que las plumas juveniles recién adquiridas (la longitud alar de las aves en primavera es mayor que durante el otoño; Anexo 2; $t_{400} = 61,15$; $p < 0,001$).

Diferencias entre hábitats

Se ha analizado la biometría del Ruiaseñor Común según hábitats, pues es la única especie que emplea tanto el carrizal (*a priori* hábitat subóptimo) como los sotos de ribera (hábitat óptimo) para reproducirse. Nuestros resultados indican que los ruiaseñores de los sotos de ribera son más grandes (teniendo en cuenta el tarso) que los que se reproducen en el carrizal, tanto los machos como las hembras. Además los machos se encuentran en mejor condición física en el soto. Esto parece indicar que existe algún tipo de segregación entre hábitats de los individuos según el tamaño y su estado fisiológico, posiblemente determinada por patrones de competencia entre los machos adultos, con los mejores individuos ocupando el hábitat óptimo. Esto puede tener repercusiones en el éxito reproductor ya que, en este caso, los jóvenes del soto están en mejor condición física que sus homólogos del carrizal, lo que cabe suponer redundaría en una mayor tasa de supervivencia y confirma que el soto es

un hábitat más adecuado que el carrizal para el Ruiseñor Común.

Sería interesante incluir variables biométricas en los trabajos sobre distribución de hábitat de las especies, pues nos aportan información complementaria a la que confieren las abundancias y pueden ayudar a explicar en mayor medida las pautas de distribución.

Condición física y tasas de engorde

Fenología migratoria

Analizando los cambios a lo largo del año del peso y del nivel de grasa subcutánea observamos que su evolución es paralela y que, efectivamente, sus variaciones reflejan los periodos migratorios en las especies analizadas, por lo que son dos variables de gran utilidad para establecer el inicio y el final de la migración. Sin embargo, la grasa parece ser un mejor indicador del estado migratorio, pues se detectan ligeros incrementos en la grasa que no van acompañados de incrementos en el peso (p. ej. en la migración prenupcial del Carricero Tordal, del Zarcero Común y de la población reproductora de Carricero Común).

Durante el paso primaveral, las poblaciones de aquellas especies que se reproducen en el área muestran muy poca grasa y apenas incremento de su peso, tal y como se observa en la población reproductora de Carricero Común en comparación con la población no local. Tampoco son patentes los incrementos en el peso en este periodo en el Carricero Tordal o en el Zarcero Común, lo que hace suponer que no se produce un importante paso de aves en plena migración y es posible que durante la migración primaveral se capturen aves de la población local o poblaciones reproductoras cercanas.

En el paso otoñal, los jóvenes de las tres especies de sílvidos comienzan a acumular grasa y engordar más tarde que los adultos. Posiblemente los adultos acumulan grasa rápidamente tras finalizar los cuidados parentales (Koskimies & Saurola, 1985; Ormerod, 1990; Chernetsov, 1998), bien porque su experiencia o su dominancia les permite encontrar alimento más fácilmente (Alers-tam & Lindström, 1990), o bien porque acumulan grasa de forma más eficiente (véase una revisión en Woodrey, 2000). De esta manera, pueden comenzar antes la migración otoñal.

Tasas de engorde en la migración otoñal

Teniendo en cuenta los datos obtenidos durante las campañas de anillamiento diario en otoño, se han calculado las tasas de engorde para el Carricero Común, el Carricero Tordal y el Pechiazul. La relación entre la tasa de engorde y la cantidad de energía que porta el ave al abandonar el área de sedimentación es muy importante a la hora de testar las distintas hipótesis sobre la migración (Bairlein, 2003).

El carrizal de Las Minas es un buen lugar de engorde, tanto para los carriceros comunes locales como para los migrantes, con tasas medias de engorde entre 0,04 y 0,30 g/día según poblaciones y edades. La estrategia migratoria del Carricero Común parece ser que las aves presentan una baja tasa de engorde en el centro y norte de Europa para incrementarla en el sur de Europa o norte de África, y alcanzan la grasa suficiente para atravesar el desierto del Sahara justo antes de cruzarlo (Bibby & Green, 1981, 1983; Schaub & Jenni, 2000a, b). Además, los jóvenes que están mudando engordan más lentamente que los que no están mudando, o que los adultos independientemente de su estado de muda, lo que implicaría un coste por el solapamiento de dos actividades que requieren mucha energía, como ya se ha indicado anteriormente, que diferiría entre edades.

Las tasas de engorde del Carricero Tordal y del Pechiazul son muy próximas a cero, y no varían con la edad, ni en el caso del Pechiazul entre sexos, por lo que estas especies no parecen engordar en el área de estudio que, aunque el tamaño muestral disponible es pequeño. En el caso del Carricero Tordal la baja tasa podría también deberse a que se han considerado en la muestra aves de la población local que aún no han empezado a acumular grasa. Los pechiazules que atraviesan por Las Minas podrían migrar en vuelos cortos sin acumular mucha grasa desde un lugar de sedimentación a otro, lo que explicaría la baja tasa detectada, o bien ser aves que casi han alcanzado sus áreas de invernada.

Distribución espacio-temporal de los passeriformes

El análisis de la condición física de las aves resulta de gran utilidad para ayudar a explicar los patrones de distribución espacio-temporal de las

aves, como hemos podido comprobar con el Pechiazul y el Ruiseñor Común, tanto a gran escala (áreas de distribución), como a escala local (distribución por hábitats).

Como ya se ha comentado en el apartado de *Fenología y dinámica poblacional*, el análisis de la condición física nos ha permitido esclarecer que los pechiazules que actualmente invernán en el centro de la península Ibérica son aves con una buena condición física, que por alguna razón se quedan a pasar el invierno lejos de sus áreas de invernada principales. Igualmente, la comparación de la condición física de los ruiseñores comunes entre hábitats, tanto de los adultos reproductores como de su descendencia, junto con el análisis de otras variables, permite conocer mejor el patrón de distribución de hábitat de esta especie (véase el apartado de *Biometría*).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

La presente memoria es un buen ejemplo del potencial de la información obtenida a partir de estaciones de anillamiento de esfuerzo constante, tanto para abordar viejas preguntas, como para la descripción, el seguimiento y la identificación de cambios en el patrón de distribución espacio-temporal de las poblaciones de passeriformes, ya que mediante este tipo de anillamiento se obtiene una enorme cantidad de datos de gran calidad (dilatada serie temporal, recapturas, biometría, reservas energéticas, condición física, etc.).

Los patrones de migración de las aves se han estudiado desde hace mucho tiempo, pero el conocimiento que tenemos hasta ahora de las especies migradoras sigue siendo incompleto y escaso, y no es suficiente para poder tomar decisiones sobre la gestión de las poblaciones y la conservación de las aves (Busse, 2000).

El trabajo aquí recogido supone un primer punto de partida en el caso de algunas especies (Zarce-ro Común, Carricero Tordal, Ruiseñor Común), o un paso más en el caso de otras (Carricerín Común, Carricero Común, Pechiazul), para incrementar el conocimiento que tenemos sobre ciertos passeriformes en la península Ibérica y en el sur de Europa, aunque los resultados se restrinjan a un área geográfica muy concreta. El en-

tendimiento de las estrategias migratorias de una especie precisa tanto de estudios locales muy detallados, como de estudios a gran escala y con muchas estaciones implicadas (Bairlein, 2003).

Nuestros resultados sobre la fenología y dinámica poblacional de seis passeriformes asociados a vegetación de ribera en el centro de España están basados no solo en la presencia de las aves, si no también en el análisis de su condición física y estado fisiológico, por lo que aportan información muy detallada sobre su ciclo biológico. La información recopilada también permite esclarecer en algunos casos la distribución espacio-temporal de las aves y los patrones que la determinan, información difícil de obtener en algunas especies que suelen pasar desapercibidas, por su escasez o por su dificultad de detección. Además, estos resultados están basados en varios años de muestreo, con lo que recogen las variaciones interanuales y describen mejor la fenología y la dinámica estacional de las aves. Por ello, el método de muestreo de la captura de aves mediante redes japonesas resulta muy adecuado para el estudio detallado de los passeriformes asociados a la vegetación de ribera, dada la estructura del hábitat y las costumbres de las especies que emplean este tipo de vegetación.

En las especies estudiadas, la biometría –según las variables seleccionadas– no se ha mostrado como un buen método de sexado dado el amplio solapamiento de las medidas entre sexos, a pesar de que, en general, las hembras son más pequeñas que los machos. Por ello, para realizar estudios en el futuro que permitan describir las diferencias fenológicas entre machos y hembras será preciso emplear otras técnicas de sexado, como las genéticas, que posibiliten determinar el sexo de las aves en cualquier época del año. Cabe destacar el hecho de que las aves jóvenes presentan ya el dimorfismo sexual en un grado similar al que presentan los adultos.

En el área de estudio los individuos de Zarce-ro Común, Carricero Tordal y Ruiseñor Común pertenecen en su mayoría a la población reproductora y parece existir escasa migración de individuos de poblaciones más norteañas, pues no se detectan picos de paso ni se han controlado aves extranjeras. Además, su biometría es similar a la recogida en otras áreas de Europa, posiblemente debido a que presentan una distribu-

ción principalmente mediterránea. Para estas especies, la fenología obtenida en trabajos que no diferencien entre poblaciones de una especie serviría para indicar la fenología de las poblaciones reproductoras en el área de estudio o zonas geográficas cercanas.

De forma contraria a las especies anteriormente mencionadas, en el Carricero Común encontramos dos poblaciones bien diferenciadas, una local reproductora y otra migrante, que difieren en la fenología y en la biometría, si bien la biometría se solapa lo suficiente como para que, hasta el momento, no puedan ser diferenciadas en su totalidad por criterios biométricos. En el Carricero Común, por lo tanto, no es posible emplear otras metodologías (p. ej. transectos o estaciones de escucha), aparte de la captura del ave, su individualización (mediante anillas metálicas u otras marcas) y seguimiento para estudiar la fenología y la dinámica de las poblaciones reproductoras en un área, pues el paso de poblaciones más norteñas enmascara la llegada a la zona o el abandono de la misma de las poblaciones ibéricas.

Por otro lado, encontramos que la distribución del Ruiseñor Común entre hábitats de distinta calidad está determinada por relaciones de dominancia debidas al tamaño y a la condición física, y las aves de mayor tamaño se encuentran en el hábitat más óptimo, donde además los jóvenes volantones presentan una mejor condición física. Estos resultados muestran que otras variables aparte de la abundancia pueden ayudar a identificar los patrones de distribución de hábitat de las especies. En general, los estudios de distribución de hábitats se basan en análisis de densidades o abundancias, asumiendo que una mayor abundancia reflejará una mejor calidad del hábitat. Analizando otras variables, se pueden identificar los patrones que definen esa distribución, así como las ventajas que el hábitat óptimo ofrece, incrementando el conocimiento sobre las poblaciones reproductoras.

Aparte de las poblaciones reproductoras, también es importante prestar atención a las poblaciones exclusivamente migradoras en el área, pues la determinación de las áreas de sedimentación y engorde a lo largo de las rutas migratorias es imprescindible para la conservación mundial de las especies migratorias. Así, el carrizal de Las Minas parece ser un buen lugar

de parada durante la migración para el Carricero Común, a juzgar por las tasas de engorde durante la migración otoñal.

Además, otras especies migradoras emplean el carrizal de Las Minas. Nuestros resultados indican que en el centro de España para en migración una pequeña parte de los carricerines comunes procedentes del centro y del norte de Europa. Además, las diferencias interanuales en la proporción de edades de la población migradora en Madrid están relacionadas en parte con el éxito reproductor que presentan las poblaciones británicas de Carricerín Común. Esto añade una nueva perspectiva de estudio de las poblaciones reproductoras. Además de los estudios desarrollados en las áreas de cría, los análisis de la dinámica poblacional en los lugares de sedimentación o de invernada deben jugar un papel muy importante en la conservación global de las especies migradoras.

Finalmente, a pesar de que tengamos un buen conocimiento de las especies migradoras, el estudio de las mismas no debe abandonarse, pues algunas especies están cambiando sus patrones de distribución (p. ej. Spencer, 1975; Cook, 1975). Así, en el área de estudio inverna actualmente una pequeña población de Pechiazul de forma regular todos los años y que muestra bastante filopatria, a pesar de que esta especie no inverna en la zona hace varias décadas. Con esto se confirma la expansión hacia el norte del área de distribución invernal de la especie en las últimas décadas, que podría estar asociada a la expansión del área de reproducción de la subespecie *cyaneola* de Pechiazul en el centro y norte de Europa.

Perspectivas de futuro

Las perspectivas de futuro pasan por continuar con el seguimiento de las poblaciones de passeriformes migradores, con el fin de obtener las tendencias poblacionales a largo plazo y las tasas de supervivencia de las distintas especies. Especialmente interesantes son los resultados obtenidos sobre las poblaciones reproductoras en la península ibérica ya que cada vez son más numerosas las evidencias de los elementos diferenciadores de estas poblaciones (véase Tellería *et al.*, 2001 y referencias allí citadas). Aún se conoce poco sobre los meca-

nismos que determinan las abundancias de las poblaciones de los passeriformes migradores del Paleártico occidental (Baillie & Peach, 1992). Los datos de anillamiento son una importante fuente de información de la dinámica poblacional: los controles sirven para estimar tasas de supervivencia para las diferentes clases de edad, sexo o poblaciones (Peach, 1993) y el número de capturas puede ser empleado para describir tendencias poblacionales y analizar fluctuaciones interanuales en el número de aves (Busse, 2000). Mediante los datos de estaciones de anillamiento que llevan funcionando muchos años se han obtenido tendencias poblacionales de muchos passeriformes en el norte de Europa (Peach *et al.*, 1998). Las aves migradoras, en particular, han sufrido en las últimas décadas una disminución poblacional en las áreas del norte de distribución (Terborgh, 1989; Marchant *et al.*, 1990; Peach *et al.*, 1998). Sin embargo se desconoce la evolución de las poblaciones del sur de Europa.

En el presente trabajo se muestran las estimas de productividad anual calculada para las poblaciones reproductoras durante varios años, sin establecer tendencias pues aún se disponen de muy pocos años. Al finalizar el año 2004 contaremos con diez años de muestreo en la Estación de Anillamiento de Las Minas, con lo que podremos obtener la tendencia de las poblaciones a corto plazo y se podrán estudiar las tasas de supervivencia de las especies que cuenten con un buen número de recapturas. Igualmente, analizando los cambios en las llegadas durante la migración primaveral se podrá evaluar si los passeriformes migradores han adelantado o no su llegada en los últimos diez años, como parece haber ocurrido en algunas especies y que algunos autores achacan al cambio climático (Bairlein & Winkel, 2001; Tryjanowski *et al.*, 2002).

Los resultados preliminares sobre tendencias poblacionales en el carrizal de Las Minas indican que las poblaciones de las dos especies típicas de carrizal (Carricero Común y Carricero Torral) están disminuyendo. En un lugar como Las Minas, ubicado en la zona de "Reserva Natural" dentro del Parque Regional del Sureste de Madrid (B.O.C.M. 1994) y catalogado como "carrizal prioritario de cara a la conservación" (Cobo *et al.*, 1991), este tipo de información es de gran im-

portancia para su gestión y preservación futura y permite dar la alarma sobre la degradación del hábitat, que afectará a su avifauna. Casos como éste resaltan la importancia del seguimiento de las poblaciones de aves mediante su captura y anillamiento para la conservación de las aves y sus hábitats, principal objetivo, en último término, del anillamiento científico de aves. En lugares como la Comunidad de Madrid, donde los grandes carrizales que pueden acoger a los passeriformes migradores son escasos, la alteración o desaparición de un lugar de sedimentación puede implicar que las aves tengan que realizar vuelos más largos de lo esperado, incrementando aún más los riesgos de su viaje migratorio. A escala regional, los cambios en el hábitat, la contaminación, la caza, son algunos de los factores que pueden afectar a las densidades de aves, o incluso a sus hábitos migratorios, y que apenas han sido estudiados (Busse, 2000).

Aún desconocemos de qué manera se pueden ver afectados los passeriformes migratorios por la desaparición de sus lugares de parada. Apenas hay información sobre la conectividad entre lugares más o menos próximos que puedan ser utilizados como lugares de paso, complementarios o alternativos, o sobre las reacciones de los migrantes ante la desaparición de las zonas donde paraban. Hasta ahora la fidelidad a los lugares de paso ha sido escasamente analizada en los passeriformes (Cantos & Tellería, 1994; Merom *et al.*, 2000) y con ella las implicaciones que pueda tener la rápida desaparición de zonas de sedimentación. Recientemente se ha indicado que los passeriformes migradores de larga distancia deberían presentar una menor fidelidad a los lugares de paso que otras aves como limícolas o anátidas (Catry *et al.*, 2004). Además, los passeriformes pueden emplear durante su migración otros hábitats diferentes al que prefieren durante la reproducción, especialmente para especies forestales, si bien la especies palustres están más confinadas a carrizales y zonas húmedas (Jenni-Eiermann & Jenni, 1999). Sería preciso continuar con el seguimiento de los passeriformes en las zonas de sedimentación para poder evaluar cómo les afectan los cambios en el hábitat y qué alternativas toman.

En este sentido, existe una clara necesidad de desarrollar programas con continuidad a largo

plazo y con métodos estandarizados, como por ejemplo una red de estaciones de anillamiento de esfuerzo constante repartidas por toda la geografía española y que funcionaran a lo largo de todo el año. Además, sería necesario combinar la captura de aves con el seguimiento *in situ* de otras variables (meteorología, disponibilidad de alimento, estado de la vegetación, tratamientos fitosanitarios) a medio y largo plazo, con el fin de establecer no solo tendencias sino también sus posibles causas. (Baillie & Peach, 1992; Bairlein, 2003), y poder proponer medidas adecuadas de gestión para su conservación.

Finalmente, no hay que olvidar que aun faltan por conocer cuestiones básicas de algunas especies de passeriformes que no se han podido estudiar en el marco de esta tesis doctoral, pero que esperamos sean objeto de futuros trabajos. Aún nos queda mucho por conocer.

AGRADECIMIENTOS

Los comentarios y las ideas de Jaime Potti, Javier Pérez-Tris, Javier Seoane y Javier de la Puente contribuyeron a mejorar el manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- ADRIAENSEN, F.; ULENAERS, P. & DHONDT, A. A. 1993. Ringing recoveries and the increased in numbers of European Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus*). *Ardea*, 81: 59-70.
- AEBISCHER, A. N.; PERRIN, M.; KRIEG, M.; STUDER, J. & MEYER, D. R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology*, 27: 143-152.
- ALATALO, R. V. & LUNDBERG, A. 1986. Heritability and selection on tarsus length in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Evolution*, 40: 574-583.
- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1984. Why do young birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALERSTAM, T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ALERSTAM, T. & HEDENSTRÖM, A. 1998. Optimal migration. *Journal of Avian Biology*, 29: 337-636.
- ALERSTAM, T. & LINDSTRÖM, A. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. En: Gwinner, E. (Ed.). *Bird Migration: the physiology and ecophysiology*: 331-351. Springer-Verlag. Berlín.
- ANÓNIMO 2000. *Programa PASER (Plan de Anillamiento para el Seguimiento de Especies Reproductoras)*. *Manual de métodos de campo*. Centro de Migración de Aves. SEO/BirdLife. Madrid.
- ASENSIO, B. 1984. *Migración en aves fringílicas (Fringillidae) a base de resultados de anillamientos*. Publicaciones de la Universidad Complutense. Madrid.
- B.O.C.M. 1994. Ley 6/94, de 28 de junio, por la que se crea el Parque Regional en el entorno a los ejes de los cursos bajos de los ríos Manzanares y Jarama. *Boletín Oficial de la Comunidad de Madrid* n.º 63, 12 de junio de 1994.
- BAILLIE, S. R. & PEACH, W. J. 1992. Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis*, 134 sup.: 120-132.
- BAIRLEIN, F. 1994. *European-African songbird migration network. Manual of field methods*. European Science Foundation. Wilhelmshaven.
- BAIRLEIN, F. 2003. The study of bird migrations - some future perspectives. *Bird Study*, 50: 243-253.
- BAIRLEIN, F. & WINKEL, W. 2001. Birds and climate change. En: Lozán, J. L.; Grassl, H. & Hupfer, P. (Ed.). *Climate of the 21st century: changes and risks*: 278-282. Wissenschaftliche Auswertung. Hamburgo.
- BAKER, R. R. 1993. The function of the post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scandinavica*, 24: 71-79.
- BELL, B. D.; CATCHPOLE, C. K. & CORBETT, K. J. 1968. Problems of censusing Reed Buntings, Sedge Warblers and Reed Warblers. *Bird Study*, 15: 16-21.

- BELL, B. D.; CATCHPOLE, C. K.; CORBETT, K. J. & HORNBY, R. J. 1973. The relationship between census results and breeding populations of some marshland passerines. *Bird Study*, 20: 127-140.
- BENSCH, S. & HASSELQUIST, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. The effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology*, 60: 857-872.
- BERNIS, F. 1966. *Migración en aves. Tratado teórico y práctico*. SEO. Madrid.
- BERTHOLD, P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. *Avian Biology*, 5: 77-128.
- BERTHOLD, P. 1995. Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*: 1993 Witherby Lecture. *Bird Study*, 42: 89-100.
- BERTHOLD, P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70: 1-11.
- BERTHOLD, P. 2001. *Bird Migration. A general survey*. 2ª edición. Oxford University Press. Oxford.
- BERTHOLD, P. & FRIEDERICH, W. 1979. Die federlänge: ein neues nützliches flügelmaß. *Vogelwarte*, 30: 11-21.
- BERTHOLD, P.; GWINNER, E. & SONNENSCHN, E. (Ed.) 2003. *Avian migration*. Springer-Verlag. Berlín.
- BIBBY, C. J. 2003. Conservation of migratory birds. En: Berthold, P.; Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (Ed.). *Avian migration*: 408-420. Springer-Verlag Berlín. Heidelberg.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scandinavica*, 12: 1-12.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ringed & Migration*, 4: 175-184.
- BIBBY, C. J. & THOMAS, D. K. 1984. Sexual dimorphism in size, moult and movements of Cetti's Warbler *Cettia cetti*. *Bird Study*, 31: 28-34.
- BLEM, C. R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- BLONDEL, J. 1967. Etude d'un cline chez le Rouge-queue a front blanc, *Phoenicurus phoenicurus phoenicurus* (L.): la variation de la longueur d'aile, son utilisation dans l'étude des migrations. *Alauda*, 25: 83-105, 163-193.
- BREITWISCH, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology*, 6: 1-50.
- BROWN, M. E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.
- BROWN, J. L. & BHAGABATI, N. 1998. Variation in mass, wing, and culmen with a age, sex, and season in the American Jay. *Journal of Field Ornithology*, 69: 18-29.
- BUENO, J. M. 1990. Migración e invernada de pequeños túrdidos en la península Ibérica. I. Pechiazul (*Luscinia svecica*) y Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*). *Ardeola*, 37: 67-73.
- BUSSE, P. 2000. *Bird station manual*. SE European Bird Migration Network. University of Gdańsk. Gdańsk.
- CANTOS, F. & TELLERÍA, J. L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula. *Journal of Avian Biology*, 25: 131-134.
- CANTOS, F. 1992. *Migración e invernada de la familia Sylviidae (orden Paseriformes, clase Aves) en la península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- CHERNETSOV, N. 1998. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. *Ornis Svecica*, 8: 77-82.
- CHERNETSOV, N. 1999. Timing of spring migration, body condition, and fat score in local and passage populations of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* on the Courish Spit. *Avian Ecology and Behaviour*, 2: 75-88.
- COBO, J.; MARTÍNEZ, F. & ORTÚÑEZ, E. 1991. *Inventario y propuestas de conservación de los carrizales madrileños*. Agencia de Medio Ambiente. Comunidad de Madrid. Madrid.
- CODY, M. L. (Ed.) 1985. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press. Londres.

- COOK, A. 1975. Changes in the Carrion/Hooded Crown hybrid zone and possible importance of climate. *Bird Study*, 3: 165-168.
- COPETE, J. L.; BIGAS, D.; MARINE, R. & MARTÍNEZ-VILALTA, A. 1998. Frequency of complete moult in adult and juvenile Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) in Spain. *Journal für Ornithologie*, 139: 421-424.
- COPETE, J. L.; MARINÉ, R.; BIGAS, D. & MARTÍNEZ-VILALTA, A. 1999. Differences in wing shape between sedentary and migratory Reed Buntings *Emberiza schoeniclus*. *Bird Study*, 46: 100-103.
- CORTÉS, J. A.; COBOS, V. & VIDÓY, I. 2002. El plumaje de los pechiazules (*Luscinia svecica*) invernantes en la provincia de Málaga. *Revista de Anillamiento*, 9-10: 41-48.
- COSTA, M.; MORLA, C. & SAINZ, H. (Ed.) 1998. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta. Barcelona.
- CRAMP, S. (Ed.) 1988. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V. Tyrant flycatchers to thrushes*. Oxford University Press. Oxford.
- CRAMP, S. (Ed.) 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VI. Warblers*. Oxford University Press. Oxford.
- CUADRADO, M. 1991. Wing length criteria for sex determination of Robins *Erithacus rubecula* wintering in southern Spain. *Ornis Svecica*, 1: 55-57.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A. & SEOANE, J. 1997. Fenología de tres especies de passeriformes palustres en la Estación de Anillamiento de Las Minas (Madrid): el Carricerín Común, el Carricero Común y el Carricero Tordal. *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 46-59.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A.; SEOANE, J. & MORENO-OPO, R. 2003. *La Estación de Anillamiento de Las Minas (Parque Regional del Sureste de Madrid, San Martín de la Vega, Madrid). Resultados del año 2002*. Grupo Ornitológico Monticola y Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- DU FEU, C. & McMECKING, J. 1991. Does constant effort netting estimate juvenile abundance? *Ring-ing & Migration*, 12: 118-123.
- DUNN, E. H.; HUSSELL, D. T. J. & ADAMS, R. J. 1997. Monitoring songbird population change with autumn mist netting. *Journal of Wildlife Management*, 61: 389-396.
- DYRCZ, A. 1993. Biometrical differences between sexes in the breeding population of Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ring-ing & Migration*, 14: 149-151.
- EBGELMOER, M.; ROSELAAR, K.; BOERE, G. C. & NIEBOER, E. 1983. Post-mortem changes in measurements of some waders. *Ring-ing & Migration*, 4: 245-248.
- ELLEGREN, H. 1990a. Timing of autumn migration in Bluethroats *Luscinia s. svecica* depends on timing of breeding. *Ornis Fennica*, 67: 13-17.
- ELLEGREN, H. 1990b. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia svecica*. *Ring-ing & Migration*, 11: 121-131.
- ELLEGREN, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia svecica svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scandinavica*, 22: 340-348.
- ELLEGREN, H. 1993. Speed migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. *Ornis Scandinavica*, 24: 220-228.
- EYBERT, M. C.; GESLIN, T.; QUESTIAU, S. & BEAUFILS, M. 1999. La Baie du Mont Saint-Michel: nouveau site de reproduction pour deux morphotypes de Gorgebleue à Miroir Blanc (*Luscinia svecica nam-netum* et *Luscinia svecica cyanecula*). *Alauda*, 67: 81-88.
- FIEDLER, W. 2003. Recent changes in migratory behaviour of birds: a compilation of field observations and ringing data. En: Berthold, P.; Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (Ed.). *Avian migration*: 21-38. Springer-Verlag Berlín. Heidelberg.
- FLEGG, J. J. M. & COX, C. J. 1977. Morphometric studies of a population of Blue and Great Tit. *Ring-ing & Migration*, 1: 135-140.
- FRANCIS, C. M. & WOOD, D. S. 1989. Effects of age and wear on wing length of Wood-Warblers. *Journal of Field Ornithology*, 60: 495-503.

- GARCÍA, J.; FUERTES, B. & JUAN, M. 2000. Diferencias biométricas relacionadas con el sexo y la edad en una población ibérica de Pechiazul *Luscinia svecica cyanecula*. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 17: 11-16.
- GARCÍA PEIRÓ, I. 1995. Patterns of abundance, body-mass dynamics and habitat use of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in two reedbeds of south-eastern Spain. *Ringling & Migration*, 16: 100-108.
- GARCÍA PEIRÓ, I. 1997. A study of migrant and wintering Bluethroats *Luscinia svecica* in South-eastern Spain. *Ringling & Migration*, 18: 18-24.
- GARCÍA PEIRÓ, I. & ESTEVE, M. Á. 2001. *Ecología de los passeriformes del carrizal del Parque Natural del Hondo*. Instituto Alicantino de Cultura Juan Gil-Albert. Alicante.
- GARDIAZÁBAL, A. 1998. Autocontrol y estandarización de medidas en el anillamiento de aves. *Revista de Anillamiento*, 1: 7-12.
- GINN, H. B. & MELVILLE, D. S. 1983. *Moult in birds*. BTO Guide n.º 19. British Trust for Ornithology. Tring.
- GOSLER, A. G.; GREENWOOD, J. J. D.; BAKER, J. K. & DAVIDSON, N. C. 1998. The field determination of body size and condition in passerines: a report of the British Ringling Committee. *Bird Study*, 45: 92-103.
- GRANDÍO, J. M. 1998. Comparación del peso y su incremento, del tiempo de estancia y de la abundancia del Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) entre dos zonas de la marisma de Txingudi (N de España). *Ardeola*, 45: 137-142.
- GRANDÍO, J. M. 1999. Migración postnupcial diferencial del Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) en la marisma de Txingudi (N de España). *Ardeola*, 46: 171-178.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1987. Migración postnupcial de carriceros (género *Acrocephalus*) y otros passeriformes típicos de carrizal en el valle de Jaizubia (Guipúzcoa). *Munibe*, 39: 81-94.
- GREENWOOD, J. G. 2002. Measuring sexual size dimorphism in birds. *Ibis*, 145 (on-line): E124-E126.
- GWINNER, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138: 47-63.
- HAGEMEIJER, W. J. M. & BLAIR, M. J. (ED.) 1997. *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*. T & A D Poyser. Londres.
- HALL, K. S. S. 2000. Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *Journal of Avian Biology*, 31: 583-587.
- HASSELQUIST, D. 1998. Polygyny in Great Reed Warblers: A long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology*, 79: 2376-2390.
- HEMBORG, C.; SANZ, J. J. & LUNDBERG, A. 2001. Effects of latitude on the trade-off between reproduction and moult: a long-term study with Pied Flycatcher. *Oecologia*, 129: 206-212.
- HERNÁNDEZ, M.; CAMPOS, F.; ARIZAGA, J. & ALONSO, D. 2003. Migración del Pechiazul *Luscinia svecica* en la península Ibérica. *Ardeola*, 50: 259-263.
- HERREMANS, M. 1990. Body-moult and migration overlap in Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration. *Le Gerfaut*, 80: 149-158.
- INSLEY, H. & BOSWELL, R. C. 1978. The timing of arrivals of Reed and Sedge Warblers at south coast ringling sites during autumn passage. *Ringling & Migration*, 2: 1-9.
- IZCO, J. 1984. *Madrid Verde*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación y Comunidad de Madrid. Madrid.
- JAMES, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51: 365-390.
- JENNI, L. & JENNI-EIERMANN, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1989. The feather length of small passerines: a measurement for winglength in live birds and museum skins. *Bird Study*, 36: 1-15.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. Londres.
- JENNI, L.; LEUENBERGER, M. & RAMPAZZI, F. 1996. Capture efficiency of mist nets with comments on their role in the assessment of passerine habitat use. *Journal of Field Ornithology*, 67: 263-274.

- JENNI-EIERMANN, S. & JENNI, L. 1999. Habitat utilisation and energy storage in passerine birds during migratory stopover. En: Adams, N. J. & Slotow, R. H. (Ed.). *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban*: 544-563. BirdLife South Africa. Johannesburg.
- JONES, J.; FRANCIS, C. M.; DREW, M.; FULLER, S. & NG, M. W. S. 2002. Age-related differences in body mass and rates of mass gain of passerines during autumn migratory stopover. *Condor*, 104: 49-58.
- KAISER, A. 1992. Fat deposition and theoretical flight range of small autumn migrants in southern Germany. *Bird Study*, 39: 96-110.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology* 64: 246-255.
- KARR, J. R. 1981. Surveying birds with mist nets. *Studies in Avian Biology*, 6: 62-67.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 3: 357-402.
- KING, J. R. & GRIFFITHS, R. 1994. Sexual dimorphism of plumage and morphology in the Coal Tit *Parus ater*. *Bird Study*, 41: 7-14.
- KJELLÉN, N. 1994. Moulting in relation to migration in birds - a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-4.
- KNOX, A. 1980. Post-mortem changes in wing-lengths and wing-formulae. *Ringed & Migration*, 3: 29-31.
- KOSKIMIES, P. & SAUROLA, P. 1985. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report. *Ornis Fennica*, 62: 145-152.
- LINDSTRÖM, Å.; HASSELQUIST, D.; BENSCH, S. & GRAHN, M. 1990. Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with Bluethroats. *Animal Behaviour*, 40: 453-461.
- LINDSTRÖM, Å.; VISSER, G. H. & DAAN, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic. *Physiological Zoology*, 66: 490-510.
- LINDSTRÖM, Å.; DAAN, S. & VISSER, G. H. 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with Bluethroats. *Animal Behaviour*, 48: 1173-1181.
- LO VALVO, F.; LO VERDE, G. & LO VALVO, M. 1988. Relationships among wing length, wing shape and migration in Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Ringed & Migration*, 9: 51-54.
- LOZANO, G. A.; PERREAULT, S. & LEMON, R. E. 1996. Age, arrival date and reproductive success of male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology*, 27: 164-170.
- MADSEN, V. 1997. Sex-determination of continental European Robins *Erithacus r. rubecula*. *Bird Study*, 44: 239-244.
- MARCHANT, J. H.; HUDSON, R.; CARTER, S. P. & WHITTINGTON, P. 1990. *Population trends in British breeding birds*. British Trust for Ornithology. Tring.
- MARTÍ, R. & DEL MORAL, J. C. (Ed.) 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y SEO/BirdLife. Madrid.
- MEROM, K.; MCCLEERY, R. & YOM-TOV, Y. 1999. Age-related changes in wing-length and body mass in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Clamorous Reed Warbler *A. stentoreus*. *Bird Study*, 46: 249-255.
- MEROM, K.; YOM-TOV, Y. & MCCLEERY, R. 2000. Philopatry to stopover site and body condition of transient Reed Warblers during autumn migration through Israel. *Condor*, 102: 441-444.
- MULVIHILL, R. S. & CHANDLER, C. R. 1991. A comparison of wing-shape between migratory and sedentary Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*). *Condor*, 93: 172-175.
- MURPHY, M. E. & KING, J. R. 1992. Energy and nutrient use during moult by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23: 304-313.
- NEWTON, I. 2003. Geographical patterns in bird migration. En: Berthold, P.; Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (Ed.). *Avian migration*: 211-224. Springer-Verlag Berlín. Heidelberg.
- NIELSEN, B. & BENSCH, S. 1995. Post-fledging movements of juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus*. *Ornis Svecica*, 5: 125-131.

- NOSKOV, G. A.; RYMKEVICH, T. A. & IOVCHENKO, N. P. 1999. Intraspecific variation of moult: adaptive significance and ways of realisation. En: Adams, N. J. & Slotow, R. H. (Ed.). *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban*: 544-563. BirdLife South Africa. Johannesburg.
- NOWAKOWSKI, J. R. 2002. Do numbers of Great Tits *Parus major* caught at ringing stations reflect the real intensity of passage? *Ornis Svecica*, 12: 197-201.
- O'HARA, P. D.; LANK, D. B. & DELGADO, F. S. 2002. Is the timing of moult altered by migration? Evidence from a comparison of age and residency classes of western Sandpipers *Calidris mauri* in Panama. *Ardea*, 90: 61-70.
- ORMEROD, S. J. 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus schoenobaenus* in a South Wales reedswamp. *Ringling & Migration*, 11: 1-11.
- ORMEROD, S. J.; JENKINS, R. K. B. & PROSER, P. J. 1991. Further studies on the pre-migratory weights of Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in south west Wales: patterns between sites and years. *Ringling & Migration*, 12: 103-112.
- PAGEN, R. W.; THOMPSON, F. R. III & BURHAMS, D. E. 2002. A comparison of point-count and mist-net detections of songbirds by habitat and time of season. *Journal of Field Ornithology*, 73: 53-59.
- PARACUELLOS, M. 1996. Dinámica anual de la comunidad de passeriformes en carrizales costeros del sudeste ibérico. *Doñana Acta Vertebrata*, 23: 33-44.
- PARDIECK, K. & WAIDE, R. B. 1992. Mesh size as a factor in avian community studies using mist nets. *Journal of Field Ornithology*, 63: 250-255.
- PASCUAL, J. & SENAR, J. C. 1996. What are the different biometric measurements of avian body size actually measured? *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 13: 1-8.
- PAYEVSKY, V. A. 1994. Age and sex structure, mortality and spatial winter distribution of Siskins (*Carduelis spinus*) migrating through eastern Baltic area. *Vogelwarte*, 37: 190-198.
- PEACH, W. J. 1993. Combining mark-recapture data sets for small passerines. En: Lebreton, J. D. & North, P. M. (Ed.). *Marked individuals in the study of bird populations*: 107-122. Birkhäuser Verlag. Basel.
- PEACH, W. J.; BUCKLAND, S. T. & BAILLIE, S. R. 1996. The use of constant effort mist-netting to measure between-year changes in the abundance of common passerines. *Bird Study*, 43: 142-156.
- PEACH, W. J.; BAILLIE, S. R. & BALMER, D. E. 1998. Long-term changes in the abundance of passerine in Britain and Ireland as measured by constant effort mist-netting. *Bird Study*, 45: 257-275.
- PENNYCUICK, C. J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press. Oxford.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoology Fennici*, 38: 139-148.
- PIERSMA, T. 1987. Hop, skip or jump? Constrains on migration of Arctic waders by feeding, fattening and flight speed. *Limosa*, 60: 185-194. (En holandés con resumen en inglés).
- PILASTRO, A.; MACCHIO, S.; MASSI, A.; MONTEMAGGIORI, A. & SPINA, F. 1998. Spring migratory routes of eight trans-Saharan passerines through the central and western Mediterranean; results from a network of insular and coastal ringing sites. *Ibis*, 140: 591-598.
- PINILLA, J. (COORD.) 2000. *Manual para el anillamiento científico de aves*. SEO/BirdLife. Madrid.
- POTTI, J. 1998. Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers: individual consistency and familial resemblance. *Condor*, 100: 702-708.

- POTTI, J. & MERINO, S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*, 100: 331-338.
- POTTI, J. & MONTALVO, S. 1991. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ornis Scandinavica*, 22: 45-54.
- POULIN, B.; LEFEBVRE, G. & PILARD, P. 2000. Quantifying the breeding assemblage of reedbed passerines with mist-net and point-count surveys. *Journal of Field Ornithology*, 71: 443-454.
- REDFERN, C. & ALKER, P. 2002. Eurasian Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. En: Wernham, C. V.; Toms, M. P.; Marchant, J. H.; Clark, J. A.; Siriwardena, G. M. & Baillie, S. R. (Ed.). *The Migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*: 548-551. T. & A. D. Poyser. Londres.
- REMSEN, J. V. & GOOD, D. A. 1996. Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *Auk*, 113: 381-398.
- RISING, J. D. 1987. Geographic variation of sexual dimorphism in size of Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*): a test of hypothesis. *Evolution*, 41: 514-524.
- ROGERS, C. M. 1991. An evaluation of the method of estimating body fat in birds by quantifying visible subcutaneous fat. *Journal of Field Ornithology*, 62: 349-356.
- ROGERS, C. M. 2003. New and continuing issues with using visible fat classes to estimate fat stores of birds. *Journal of Avian Biology*, 34: 129-133.
- RUBOLINI, D.; GARDIAZÁBAL, A. PILASTRO, A. & SPINA, F. 2002. Ecological barriers shaping fuel stores in Barn Swallows *Hirundo rustica* following the central and western Mediterranean flyways. *Journal of Avian Biology*, 33: 15-22.
- SAFRIEL, U. N. & LAVEE, D. 1991. Relative abundance of migrants at a stopping-over site and the abundance in their breeding ranges. *Bird Study*, 38: 71-72.
- SALATHÉ, T. (Ed.) 1991. *Conserving migratory birds*. ICBP Technical Publication n.º 12. ICBP. Cambridge.
- SANTOS, T. 1982. *Migración e invernada de zorzales y mirlos (género Turdus) en la península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- SANZ, J. J.; POTTI, J.; MORENO, J.; MERINO, S. & FRÍAS, Ó. 2003. Fitness consequences of climate change in a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 9: 1-12.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000a. Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal für Ornithologie*, 141: 441-460.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000b. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, 122: 306-317.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2001. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds. *Functional Ecology*, 15: 584-594.
- SEAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SEAR, J. C.; LLEONART, J. & METCALFE, N. B. 1994. Wing-shape variation between resident and transient wintering Siskins *Carduelis spinus*. *Journal of Avian Biology*, 25: 50-54.
- SEAR, J. C.; DOMÈNECH, J. & CONROY, M. J. 1998. Sexing Serin *Serinus serinus* fledglings by plumage colour and morphometric variables. *Ornis Svecica*, 8: 17-22.
- SMITH, H. G. 1993. Heritability of tarsus length in cross-fostered broods of the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Heredity*, 71: 318-322.
- SMITH, R. J. & MOORE, F. R. 2003. Arrival fat reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia*, 134: 325-331.
- SPENCER, R. 1975. Changes in the distribution of recoveries of ringed Blackbirds. *Bird Study*, 22: 177-190.
- SPINA, F. 1990. First data on complete summer moult in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in Northern Italy. *Journal für Ornithologie*, 131: 177-178.
- SPINA, F. & BEZZI, E. 1990. Autumn migration and orientation of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Northern Italy. *Journal für Ornithologie*, 131: 429-438.

- SPINA, F.; MASSI, A. & MONTEMAGGIORI, A. 1994. Back from Africa: who's running ahead? Differential migration of sex and age in Palearctic-African spring migrants. *Ostrich*, 65: 137-150.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO/BirdLife. Madrid.
- SWEENEY, J. J. & TATNER, P. 1996. Sexing Wrens *Troglodytes troglodytes indigenus* using morphological measurements and discriminant analysis. *Bird Study*, 43: 342-350.
- TELLERÍA, J. L. & CARBONELL, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30: 63-71.
- TELLERÍA, J. L.; ASENSIO, B. & DÍAZ, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J. M. Reyero Editor. Madrid.
- TELLERÍA, J. L.; PÉREZ-TRIS, J. & CARBONELL, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48: 27-46.
- TERBORGH, J. 1989. *Where are all the birds gone?* Princeton University Press. Princeton.
- TIANEN, J. & HANSKI, I. K. 1985. Wing shape variation of Finish and Central European Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaffs *P. collybita*. *Ibis*, 127: 365-371.
- TRYJANOWSKI, P.; KUZNIAK, S. & SPARKS, T. 2002. Earlier arrival of some farmland in western Poland. *Ibis*, 144: 62-68.
- VAN DER HAVE, T. M. 1991. Conservation of Palearctic migrant: are both ends burning? *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 308-310.
- VAN DER MEER, J. & PIERSMA, T. 1994. Physiologically inspired regression models for estimating nutrient stores and their composition in birds. *Physiological Zoology*, 67: 305-329.
- VAN VALEN, J. H. 1967. The significance of variations in body weight and wing length in the Great Tit, *Parus major*. *Ardea*, 55: 1-59.
- VEIGA, J. P. 1986. Settlement and fat accumulation by migrant Pied Flycatchers in Spain. *Ringling & Migration*, 7: 85-98.
- VERNER, J. 1985. Assessment of counting techniques. *Current Ornithology*, 2: 247-302.
- WALTHER, G. R.; POST, E.; CONVEY, A.; MENZEL, A.; PARMESAN, C.; BEEBEE, T. J. C.; FROMENTIN, J. M.; HOEGH-GULDBERG, O. & BAIRLEIN, F. 2002. Ecological responses to recent climate change (review). *Nature*, 416: 389-395.
- WEBSTER, M. S.; MARRA, P. P.; HAIG, S. M.; BENSCH, S. & HOMES, R. T. 2002. Links between worlds: unravelling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 76-83.
- WERNHAM, C.; TOMS, M.; CLARK, J.; SIRIWARDENA, G. & BAILLIE, S. 2002. *The migration atlas. Movements of the birds of Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology. Thetford.
- WHEELWRIGHT, N. T.; TRUSSELL, G.; DEVINE, J. P. & ANDERSON, R. 1994. Sexual dimorphism and population sex ratios in juvenile Savannah Sparrows. *Journal of Field Ornithology*, 65: 520-529.
- WOODREY, M. S. 2000. Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. *Studies in Avian Biology*, 20: 43-52.
- WOODREY, M. S. & MOORE, F. R. 1997. Age-related differences in the stopover of fall landbird migrants on the coast of Alabama. *Auk*, 114: 695-707.
- ZEHNDER, S. & KARLSSON, L. 2001. Do ringing numbers reflect true migratory activity of nocturnal migrants? *Journal für Ornithologie*, 142: 173-183.
- ZINK, R. M.; DROVETSKI, S. V.; QUESTIAU, S.; FADEEV, I. V.; NESTERO, E. V.; WESTBERG, M. C. & ROHWER, S. 2003. Recent evolutionary history of the Bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. *Molecular Ecology*, 12: 3069-3075.

Anexo 1. Fenología de seis especies de passeriformes en el centro de España. La gama de grises refleja solamente el número de aves en cada quincena (gris claro: pocas aves; gris oscuro: muchas aves). Los asteriscos indican presencias excepcionales de aves.

Carricerín Común

[illegible]

Carricero Común

[illegible]

Carricero Tordal

[illegible]

[illegible]

Anexo 2. Biometría de seis especies de passeriformes en el centro de España. Se diferencia entre poblaciones, edades y sexos cuando es posible. Se indica la media, desviación estándar, rango y tamaño muestral para cada variable.

Especie	Población	Edad	Sexo	Ala (mm)		
				Media ± DE	Rango	n
Carricerín Común	Paso primaveral	Todos	Todos	66,4±1,9	62,0-71,0	113
		Todos	Todos	64,8±1,8	61,0-70,0	286
	Paso otoñal	Adultos	Todos	64,9±1,9	62,0-70,0	132
		Jóvenes	Todos	64,7±1,8	61,0-70,0	154
Carricero Común	Reproductora local	Adultos	Todos	64,1±1,8	58,0-69,5	1.429
			Machos	64,6±1,6	59,0-69,5	840
			Hembras	63,4±1,7	58,0-69,0	527
		Jóvenes	Todos	63,0±1,7	59,0-68,0	403
			Machos	63,4±1,5	60,0-67,0	29
			Hembras	62,1±1,2	60,0-64,0	16
	No local	Adultos	Todos	65,8±2,5	58,0-73,0	3.719
		Jóvenes	Todos	64,1±2,4	57,0-73,0	3.595
	Extranjeros	Adultos	Todos	67,1±2,0	61,0-71,0	52
		Jóvenes	Todos	65,8±1,7	63,0-68,0	17
Carricero Tordal	Reproductora local	Adultos	Todos	94,4±3,0	88,0-101,0	214
			Machos	96,3±2,2	91,0-101,0	107
			Hembras	92,7±2,4	88,0-101,0	160
		Jóvenes	Todos	92,4±2,7	87,0-99,0	77
			Machos	94,0±1,0	93,0-95,0	3
			Hembras	90,4±1,6	88,0-92,0	8
Zarcero Común	Reproductora local	Adultos	Todos	66,2±1,6	63,0-70,0	60
			Machos	67,2±1,5	64,0-70,0	38
			Hembras	65,4±1,2	63,0-67,0	30
		Jóvenes	Todos	64,3±1,3	63,0-68,0	18
Ruiaseñor Común	Reproductora local	Más 2º año	Machos	84,4±2,0	80,0-90,0	81
			Hembras	82,8±2,0	79,0-88,5	51
		2º año	Machos	82,5±1,7	78,5-87,0	118
			Hembras	80,9±1,8	77,0-86,0	55
		Jóvenes	Todos	81,9±2,0	76,0-87,0	147
			Machos	83,7±2,0	80,0-87,0	16
			Hembras	81,9±2,1	79,0-84,5	5
Pechiazul	Grupo <i>cyaneacula</i>	Adultos	Machos	76,5±2,2	71,5-80,5	55
			Hembras	72,9±2,2	69,0-77,5	29
		Jóvenes	Machos	74,7±2,3	68,0-81,0	95
			Hembras	72,8±1,8	69,5-79,0	53
	Invernante	Adultos	Machos	76,0±1,9	72,0-79,0	14
			Hembras	73,2±2,9	71,0-76,5	3
		Jóvenes	Machos	73,5±1,7	70,0-76,0	27
			Hembras	72,6±1,1	70,5-74,0	10
	Paso otoñal	Adultos	Machos	76,7±2,3	71,5-80,5	41
			Hembras	72,9±2,2	69,0-77,5	26
		Jóvenes	Machos	75,1±2,3	68,0-81,0	68
			Hembras	72,9±2,0	69,5-79,0	43
	<i>Namnetum</i>	Todos	Todos	66,3±0,7	65,0-67,0	8

Octava primaria (mm)			Tarso (mm)		
Media ± DE	Rango	n	Media ± DE	Rango	n
50,9±1,6	47,0-55,5	116	20,74±0,58	19,10-22,01	108
49,3±1,5	46,0-53,0	308	20,71±0,63	19,35-22,46	280
49,3±1,6	46,5-53,0	147	20,64±0,61	19,35-22,46	130
49,3±1,5	46,0-53,0	161	20,76±0,64	19,40-22,17	150
49,4±1,6	45,0-55,0	1.428	21,92±0,71	19,56-24,40	1.408
49,9±1,5	45,0-55,0	837	22,09±0,68	20,00-24,40	832
48,7±1,5	45,0-53,0	515	21,66±0,69	19,56-24,40	519
48,4±1,5	44,0-53,0	401	21,93±0,72	20,00-24,00	378
48,7±1,4	45,5-51,5	29	22,22±0,67	20,89-23,85	29
47,7±1,1	46,0-49,5	16	21,61±0,80	20,00-22,70	16
50,6±2,1	44,5-58,0	3.658	22,44±0,84	19,14-24,96	3.438
49,2±1,9	44,0-56,5	3.564	22,31±0,82	19,22-25,04	3.245
51,7±1,9	47,5-55,0	52	22,69±0,93	20,73-24,78	41
50,4±1,4	48,5-53,0	17	22,59±0,59	21,09-23,50	16
72,1±2,5	66,0-78,5	214	28,34±0,95	25,70-30,81	211
73,6±2,0	68,0-78,5	107	28,83±0,83	26,80-30,81	104
70,5±2,0	66,0-77,5	159	27,79±0,84	25,70-30,20	156
70,0±2,5	64,0-76,0	78	28,20±1,03	25,62-30,24	69
70,7±1,5	69,0-72,0	3	29,92±0,45	29,60-30,24	2
67,7±1,5	64,5-69,0	8	27,44±1,03	26,00-28,81	6
50,2±1,6	47,0-54,0	60	20,19±0,71	18,38-21,55	60
51,0±1,7	47,5-54,0	38	20,30±0,59	18,68-21,29	39
49,5±0,9	47,0-51,0	29	20,02±0,78	18,38-21,55	30
48,6±1,3	47,0-52,5	18	20,22±0,68	19,29-21,45	20
64,9±1,9	61,5-69,5	81	27,01±0,60	25,64-28,71	82
63,6±1,7	59,0-69,0	51	26,85±0,68	25,40-28,45	50
63,2±1,6	59,5-67,0	118	27,03±0,72	24,70-28,70	118
61,8±1,5	58,0-66,0	55	26,77±0,72	25,36-28,54	55
62,7±1,9	57,0-69,0	147	26,93±0,79	24,60-29,33	162
64,0±1,6	60,5-66,0	16	27,43±0,92	26,26-29,49	15
62,3±2,3	60,0-66,0	5	27,09±0,47	26,48-27,60	5
57,9±2,0	53,5-62,0	55	26,44±0,72	25,05-27,68	43
54,9±1,9	51,0-59,5	29	25,67±0,63	24,62-26,77	25
56,7±2,0	51,0-61,0	95	26,26±0,80	24,80-28,26	79
55,1±1,6	51,5-60,0	53	25,90±0,73	24,30-27,64	44
57,2±1,9	54,0-60,0	14	26,21±0,72	25,05-27,40	13
55,0±3,0	52,0-58,0	3	25,81±0,21	25,60-26,02	3
55,7±1,7	52,0-59,0	27	26,04±0,65	25,14-27,45	23
55,1±1,0	53,5-56,5	10	25,65±0,85	24,30-26,60	9
58,2±2,0	53,5-62,0	41	26,54±0,71	25,42-27,68	30
54,9±1,8	51,0-59,5	26	25,66±0,67	24,62-26,77	22
57,1±2,0	51,0-61,0	68	26,35±0,84	24,80-28,26	56
55,1±1,7	51,5-60,0	43	25,96±0,70	24,50-27,64	35
49,4±1,5	48,0-51,5	8	24,20±0,73	23,31-25,19	8



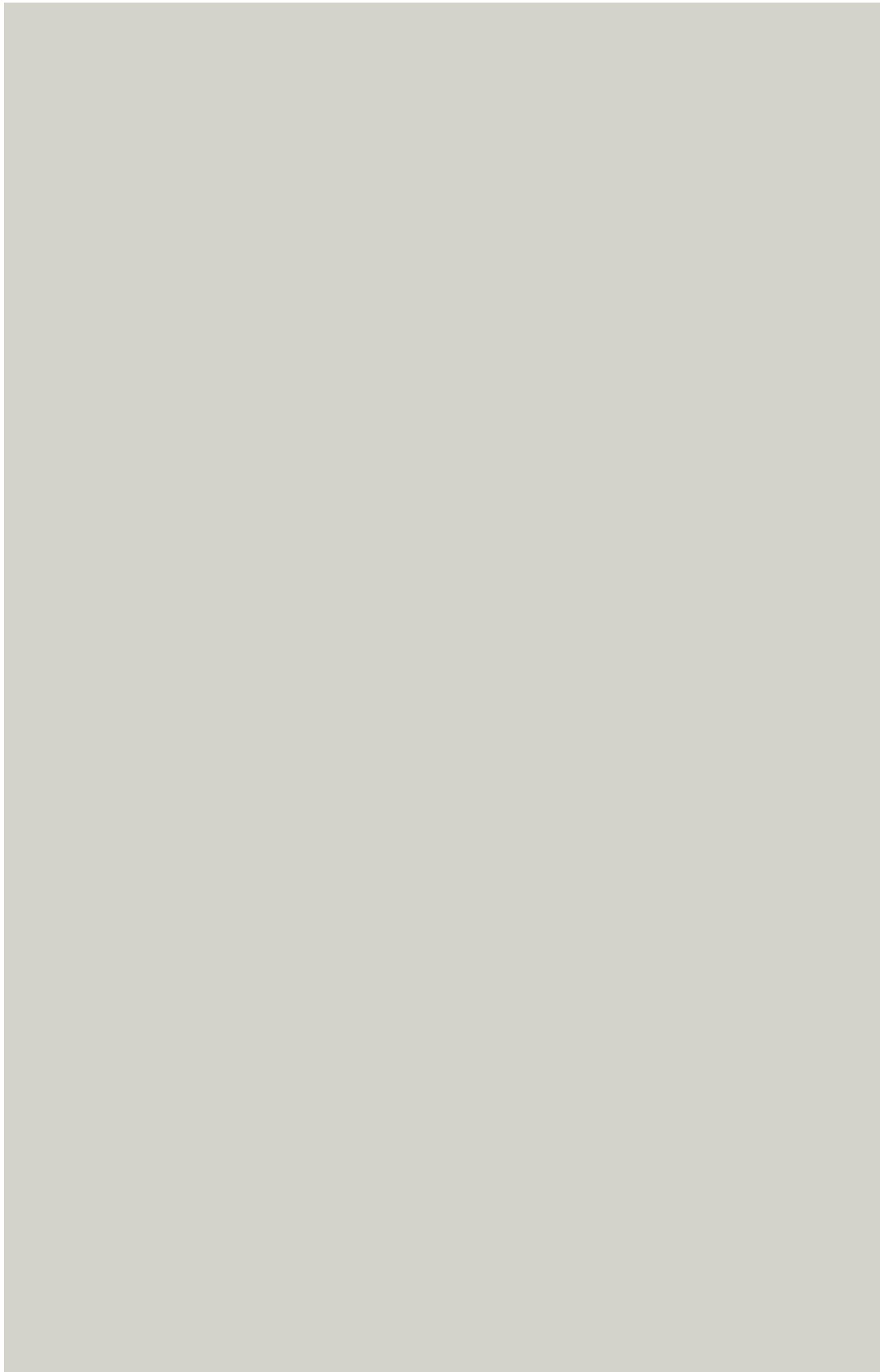
Características de la sedimentación del Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) en el centro de la península Ibérica

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A. & De la Puente, J. 2002. Stopover characteristics of Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in central Iberia. *Die Vogelwarte*, 41: 181-189.

RESUMEN

El Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) es un migrador de larga distancia distribuido por el Paleártico. Se ha indicado que sus poblaciones del oeste de Europa realizan principalmente un vuelo sin parada desde Inglaterra o el norte de Francia a través del Mediterráneo y el desierto del Sahara. Sin embargo, en este estudio se obtiene que una pequeña parte de esta población se detiene en la península Ibérica. Mediante el estudio de la intensidad y la fenología migratoria del Carricerín Común en los pasos pre- y postnupcial en un carrizal del centro de España entre 1995 y 1999, se encuentra que existe a lo largo de los años un flujo regular de carricerines migrantes que paran en la zona de estudio. Fundamentalmente aves holandesas, británicas y en menor proporción de otros países de Europa occidental utilizan el carrizal como área de sedimentación mostrando cierto grado de fidelidad a la zona. La fenología migratoria obtenida coincide con la que cabría esperar teniendo en cuenta la latitud del área y los datos publicados previamente, y está de acuerdo con las predicciones de la teoría evolutiva sobre la migración de los sylvídeos. El máximo de capturas durante la migración primaveral se produce en la segunda quincena de abril, mientras que el máximo otoñal tiene lugar entre la segunda quincena de julio y la primera de agosto. El paso migratorio primaveral es más corto y de menor intensidad que el otoñal. Los jóvenes pasan de manera más lenta, menos concentrados en el tiempo y ligeramente más tarde que los adultos. La proporción anual de jóvenes con relación a los adultos fue aproximadamente de 1:1 y está correlacionada con la proporción de edades de la población reproductora británica de Carricerín Común obtenida en el proyecto de Estaciones de Esfuerzo Constante. Por ello, parte de la variación interanual en la proporción de edades durante el paso otoñal en el área de estudio puede ser explicada por la variación interanual en el éxito reproductor de las poblaciones británicas de la especie.





Stopover characteristics of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in central Iberia

Ana Bermejo & Javier de la Puente

Die Vogelwarte, 41: 181-189

ABSTRACT

The Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) is a long-distance Palearctic migrant, whose western European population reportedly makes a non-stop flight from England or northern France across the Mediterranean and the Sahara desert. We found, however, that a small part of this population makes a stopover in Iberia. By analysing the intensity and timing of migration of Sedge Warblers in both the pre- and post-breeding passages in a reedbed in central Spain during 1995-1999, we found a regular across-years influx of migrant Sedge Warblers settling in the study area. Mainly Dutch, British, and in lower proportions other western European populations, used the reedbed as a stopover area and showed a certain degree of migratory site fidelity. The timing of migration was in accordance to that expected according to latitude of the area and previously published data, and was roughly coincident with predictions of evolutionary theory about warbler migration. Peak spring passage occurred in the last two weeks of April, while the autumn one took place during the last two weeks of July and the first two weeks of August. The spring passage was shorter and of lower intensity than the autumn one. Juveniles passed slower, less concentrated in time and slightly later than did adults. The annual ratio of yearlings to adult birds was about 1:1, and closely matched that obtained by the "Constant Effort Sites" Project for the breeding British Sedge Warbler population. Therefore, part of the interannual variation in age ratios in the autumn passage at this site may be explained by variable across-years breeding success of British populations.

INTRODUCTION

During migration a variety of bird species use different places for fattening to replace their energy for the flights. These stopovers are necessary to successfully complete migration, especially for long-distance migrants. However, stopover dynamics have not been examined in detail for many species and areas in the Palearctic-African migration route. This may be due to difficulties in sampling some dense habitats, as well as to the poor detectability of many small migrants. Determination of the role of stopovers along migratory routes is a concern in the global conservation of migratory species (Bairlein, 1994; Spina, 1999; Petit, 2000).

In 1981, the European Union for Bird Ringing (EURING) started an all-European research programme to study the migration strategies of *Acrocephalus* species, the dynamics of postbreeding occurrence, the changes in birds' abundances across years, the directions of movements of ringed birds, and patterns in the accumulation of migratory fat (Koskimies & Saurola, 1985). The Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) migration has been widely studied in northern and central Europe within this project (e.g. Bibby & Green, 1981; Koskimies & Saurola, 1985; Literák *et al.*, 1994; Chernetsov, 1996; Basciutti *et al.*, 1997). This long-distance trans-Saharan migrant is nowadays recognised as displaying three different migratory strategies (Ormerod *et al.*, 1991), even if their details are not yet fully understood: (1) a direct, non-stop flight from the breeding areas to the winter quarters; (2) a flight that stops only in northern France or southern England, and (3) a migration flight with stopovers in Iberia or northern Africa before crossing the Sahara desert. Previous studies widely point to the two first strategies of migration as being more common (Bibby & Green, 1981; Koskimies & Saurola, 1985; Ormerod, 1990; Schaub & Jenni, 2000a, b, 2001), although evidence of Sedge Warbler stopover in the Iberian Peninsula also exists (De la Puente *et al.*, 1997; Grandío, 1998, 1999). However, little is known on the possible stopover of Sedge Warblers in the Iberian Peninsula as there have been no attempts to study the spring migration, and the strategies and migration routes are still poorly understood. Food shortages along migratory

routes are one of the important reasons for the recent decline in Sedge Warbler populations (Spina & Bezzi, 1990), so studies about stopover ecology and migration of Sedge Warblers are potentially valuable to their conservation prospects.

In this paper, data collected at Las Minas ringing station (Madrid) between 1995 and 1999 were analysed to examine some features of the migration of Sedge Warbler over central Spain. Our aims are: (1) to ascertain whether Sedge Warblers stopover regularly (i.e. on a yearly basis) in central Spain, (2) to determine the origin of the migrant population, and (3) to describe patterns in migration schedules according to age, by comparing their intensity, duration, and variation in temporal patterns. If a regular arrival of birds takes place, this should be detectable by ringing in every year. Homogeneous patterns of migration among years would indicate a regular use of the area, while strong changes in the arrival patterns might indicate a rather circumstantial use of the site. Finally, since adult birds may be more experienced than juveniles in selecting adequate stopover sites (Shennan, 1985), the proportion of adults settled in an area should indicate its quality as a stopover site.

MATERIALS AND METHODS

The study was conducted in Las Minas Ringing Station (San Martín de la Vega, Madrid, 40.13 N 6.32 W). This area is a reedbed of *Phragmites australis* along the Jarama river, with reedmace (*Typha domingensis*), willows (*Salix alba*), poplars (*Populus alba*), and rushes (*Juncus* spp.). Birds were mist-netted once a week between April 1995 and December 1999, within a constant effort site station. A total mist-net length of 132–144 m, depending on year, placed in standard straight lines was operated for six hours from dawn.

All trapped birds were ringed and aged (juvenile vs adult) following Svensson (1992). Birds could not be aged in spring because both juvenile and older birds undergo a complete moult in the winter quarters (Ginn & Melville, 1983).

The duration of migration was considered as the time period when birds were crossing constantly, from the first arrival until the last one,

excluding birds separated more than 25 days of the main wave of migration.

To compare the number of captures, we used a corrected capture index allowing for differences due to mist-net length (capture index = number of captures \times 100 \times mist-net length⁻¹). In the annual capture index we took into account only the first capture of any individual handled more than once. We considered the peak of migration the date when the highest capture index occurred within each passage.

The origin of the Sedge Warbler populations was assessed by using the data available in the Recoveries Data Bases of the Spanish and Portuguese Ringing Schemes until February 2000, taking into account only those birds captured in the breeding areas from early-June to mid-July. Because the number of recoveries from a country depends on the number of birds ringed there, a recovery index (RI) was computed for each country, calculated as the number of recoveries in a period per one thousand birds ringed in the same period (Asensio & Carrascal, 1987).

We used the age ratio (juveniles:adults) to compare the age structure of the migratory population across years with that obtained from the British Constant Effort Sites Program (CES-News, 1995-1999) as an index of Sedge Warbler productivity.

To see whether the pre-breeding passage is more concentrated than the autumn one, we compared the variance of capture dates among passages and years. We used a two-way ANOVA with the absolute deviations from each individual's first capture date to the mean value for its passage as a dependent variable and year as an independent variable, resembling a Levene's test of homogeneity of variances (Sokal & Rohlf, 1995). We analysed in a similar way whether adults had a more concentrated passage than juveniles.

RESULTS

A total of 261 Sedge Warblers was caught between 1995 and 1999, 27.6% of these in spring and 72.4% in autumn. Out of 186 birds that were aged in the post-breeding migration, 48.9% were adults and 51.1% were first year birds, giving a juve-

nile/adult ratio of about 1. Three captures were foreign recoveries, two from Great Britain and one from France. About 1% of all birds were re-trapped more than a year after having been captured for the first time, 0.8% were captured in both passages of the same year, and 4% of all birds were retrapped within the same passage. Two of the birds we ringed were recovered abroad, in Belgium and Holland.

The analysis of all Iberian recoveries ($n = 113$) revealed that only 8.0% of the birds ($n = 9$) had been captured in European countries while in the breeding season, 77.8% of them being from the United Kingdom (RI = 0.011), and 22.2% from Holland (RI = 0.037). Nevertheless, birds from Scandinavia (3.8% of birds captured out of breeding season, $n = 104$), should also be breeders as these countries harbour the most northern European populations.

Timing of migration

The timing of migration of Sedge Warblers was rather constant across the study period, with only slight differences among years (figure 1). First spring arrivals occurred in the first week of April, although some birds were trapped in mid March, while the last birds were captured at the end of May. Peak numbers occurred in the last two weeks of April, when about 50% of the birds were captured. The post-breeding migration starts in the first two weeks of July, extending until the end of September or early October. Peak numbers occurred in the last two weeks of July and the first two of August, into which were concentrated 80% of the captures.

Although the spring migratory passage was particularly intense in 1995 (figure 1), there were no differences among years in the capture rate across two-weeks periods ($\chi^2_{24} = 35.52$, $p = 0.611$).

In general, the spring migration index of capture was lower than the autumn one (Mann-Whitney U test: $Z = -2.19$, $U = 2.0$, $p = 0.028$), and the spring passage was of a shorter duration (about one month) than the post-breeding passage (two months; $Z = -2.51$, $U = 0.5$, $p = 0.012$). The migratory passage was more concentrated in spring than in autumn (two-way ANOVA, passage: $F_{1,266} = 6.83$, $p = 0.009$). However, it changed across years ($F_{4,266} = 4.98$, $p < 0.001$), and the interaction between year and passage was also significant

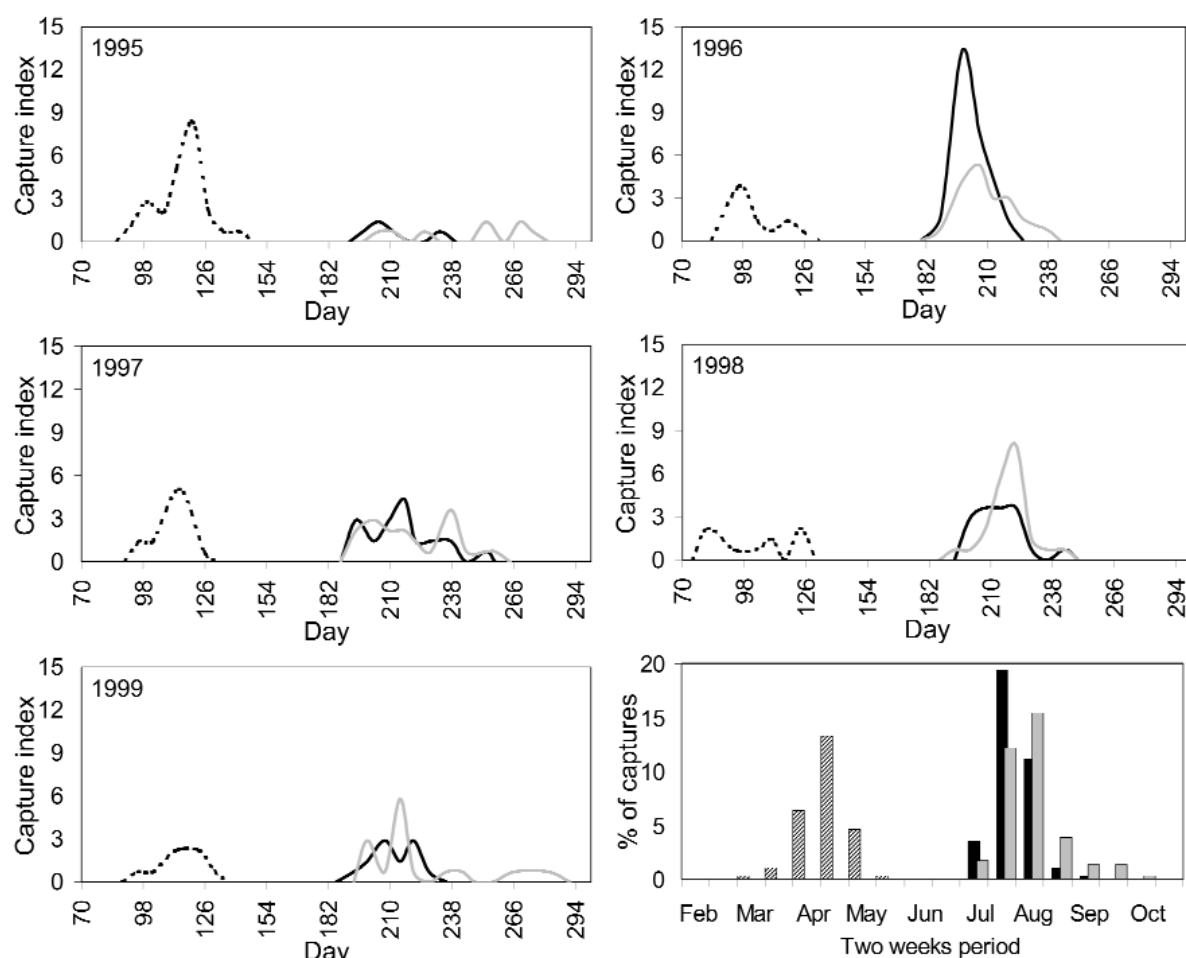


Figure 1. Timing of migration of the Sedge Warbler in central Spain: daily capture index each year between 1995 and 1999, and percentage of total captures for each two-week period for all years pooled. Prebreeding passage is shown in dotted line and striped bars, adult postbreeding passage in black line and black bars, and juvenile passage in grey ones.

($F_{4,266} = 9.76$, $p < 0.001$). This was due to the fact that the passage was more concentrated in autumn than in spring in 1996 and 1998.

Autumn migration in relation to age

Adult Sedge Warblers passed slightly earlier than juveniles in all study years, despite the slight variations among years in the timing of migration (figure 1). Although first arrivals occurred at about the same dates (Wilcoxon test: $T = 2.0$, $Z = 0.53$, $p = 0.593$), adults peaked in the second half of July and resumed migration by early September, while the passage of juveniles peaked in early August and ended by late September (Wilcoxon tests: peak: $T = 0.0$, $Z = 1.83$, $p = 0.068$; last birds: $T = 0.0$, $Z = 1.83$, $p = 0.068$). The mean difference between adult and juveniles was 7-20 days depend-

ing on year. There were no differences between the frequency distributions of adult and juvenile birds within each year (Kolmogorov-Smirnov tests, in all $p > 0.5$).

In all years, the passage of first-year birds extended for a longer period (60 days) than adults (45 days; Wilcoxon test: $T = 0.0$, $Z = 2.02$, $p = 0.043$). Usually, only juvenile birds were recorded at the end of the post-breeding migration (figure 1).

On average, the extent of autumn passage changed among years (two-way ANOVA: $F_{4,191} = 6.54$, $p < 0.0001$), and adults had a more concentrated passage than juveniles ($F_{1,191} = 16.23$, $p < 0.0001$). However, the interaction between year and age was significant ($F_{4,191} = 2.60$, $p = 0.038$), implying different patterns of age-related settlement depending on year (figure 2).

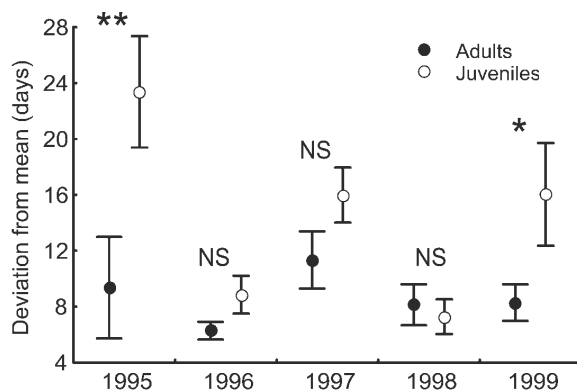


Figure 2. Variation in the extent of the autumn passage in each study year in relation to age. The mean deviation from each bird's date of capture and the mean corresponding to each age class and year are shown (with standard errors). Labels indicate the results of Tukey tests comparing adults and juveniles within years (NS: non-significant, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.001$).

The proportion of each age class was rather constant within the autumn passage ($\chi^2_9 = 5.13$, $p = 0.823$), the age ratio being about 1:1 throughout the study period (table 1). Nevertheless, there were small differences, which were significantly correlated to changes in the age ratio obtained for the Constant Effort Site Program in United Kingdom along the period 1995-1999 ($r_s = 0.9$, $p = 0.038$, $n = 5$; figure 3).

DISCUSSION

Our results show that the migration of Sedge Warblers across central Spain follows a rather consistent pattern throughout years. Taking into

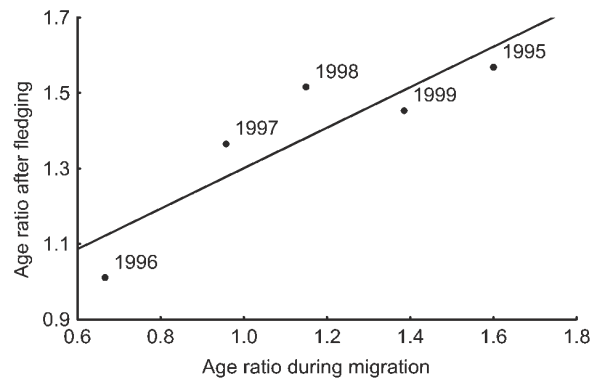


Figure 3. Covariation between the age ratio (juveniles:adults) of migrant Sedge Warblers in central Spain and that obtained in the "Constant Effort Sites" Program for the breeding British Sedge Warbler population.

account that western European (British, Dutch, Belgian, etc.) populations of Sedge Warblers cross Iberia during their migration, the relative low capture rate in our study area and other places in Spain compared to other European sites (e. g. Bibby & Green, 1983; Basciutti *et al.*, 1997; Schaub & Jenni, 2000a), seems to indicate that the majority of individuals undertake a non-stopping flight to Africa. So This agrees with Bibby & Green (1981) although, as we have shown here, a very small part of these populations stopovers in Iberia.

The origin of the Spanish migrants is mainly Holland, Great Britain, and other western European countries (Cantos, 1992). The rate of foreign recoveries in Las Minas is very close to that reported for northern Spain (1.56%; Grandío, 1998), and higher than that in France (0.35%; Jarry, 1982).

Year	Pre-breeding migration	Post-breeding migration			Total	Age ratio (juv:ad)
		Adults	Juveniles	Subtotal		
1995	22.7	5.6	3.5	9.0	31.8	1.6
1996	8.0	18.6	28.6	47.3	55.3	0.7
1997	9.5	17.4	17.4	34.8	44.3	1.0
1998	7.3	20.3	15.2	35.5	42.8	1.2
1999	6.5	13.0	10.1	23.2	29.7	1.4
Total	54.0	74.9	74.9	149.8	203.8	1.0

Table 1. Capture index (number of captures $\times 100 \times \text{mist-net length}^{-1}$) and age ratio of Sedge Warblers in Las Minas reedbed (central Spain) for 1995-1999.

Although Bibby (1978) suggested a lack of migratory site fidelity in Sedge Warblers, it seems that Las Minas is an habitual site of stopover in both migratory passages, as indicated by the recapture of birds in both passages of the same year. Migratory site fidelity has also been demonstrated for other passerine species in Iberia (Cantos & Tellería, 1994).

As in other places (Ormerod, 1990), the migration of Sedge Warblers was of a significantly lower intensity in spring than in autumn, presumably due to the presence of first-year birds in the latter and winter mortality reducing the numbers of spring migrants (Bernis, 1966; Peach *et al.*, 1991). It also might be due to a faster and more concentrated migration in spring than in autumn as birds fly directly to their breeding areas (Simms, 1985), entailing lower capture rates of migrants (Bernis, 1966; Tellería, 1986).

Timing of migration

The timing of Sedge Warblers migration across central Spain was similar to that reported in other studies in the Iberian Peninsula (Grandío & Belzunce, 1987; Cantos, 1992; Grandío, 1999), and agrees with dates reported for northern localities where birds arrive later at the breeding grounds (Koskimies & Saurola, 1985; Mason, 1995; Ari, 1996). In general, the passage of this species across northwest Europe appears to be consistently centered around the first two weeks of August (Bibby & Green, 1981; Koskimies & Saurola, 1985; Ormerod, 1990; Spina & Bezzi, 1990; Literák *et al.*, 1994), timed for an arrival to the African winter quarters in September-October (Aidley & Wilkinson, 1987). However, birds in Finland may start migration before, in early July (Koskimies & Saurola, 1985; Ari, 1996), which may be an adaptation to the longer trips and shorter favourable periods encountered at high latitudes (Haukioja, 1971).

The migratory timing of Sedge Warbler appears to follow a non-random and probably highly evolved pattern across Europe. This agrees with evolutionary interpretations of warbler migration (Howlett *et al.*, 2000), which evidences that migrating sylviid warblers are separated ecologically by habitat use, time of passage and morphology, so that species seem to have evolved species-specific patterns of migration consistent with the idea of avoidance of interspecific competition.

Sedge Warbler timing of migration and age differences

The migration schedules of Sedge Warbler in the Iberian Peninsula differed depending on age, and adult migration occurred slightly earlier than that of juveniles. The difference between the adult and juvenile peak passages has already been noted in other studies (Bibby *et al.*, 1976; Insley & Boswell, 1978; Bibby & Green, 1983; Koskimies & Saurola, 1985; Røstad, 1986; Spina & Bezzi, 1990; Cantos, 1992; Basciutti *et al.*, 1997; Grandío, 1999), though peak numbers occur synchronously for both age classes in some places (Grandío & Belzunce, 1987; Ormerod, 1990; Literák *et al.*, 1994). The passage of juveniles is also more protracted than that of adults (Grandío & Belzunce, 1987; Ormerod, 1990; Spina & Bezzi, 1990; Grandío, 1999), and this is especially typical of low latitude areas (Bibby & Green, 1981; Koskimies & Saurola, 1985; Spina & Bezzi, 1990). This difference may be due to the fact that adults leave their breeding areas sooner than juveniles (Insley & Boswell, 1978), because after finishing parental care, adult birds get fat and leave quickly (Koskimies & Saurola, 1985; Ormerod, 1990; Chernetsov, 1998). Also, post-fledging movements are more pronounced than adult post-breeding movements (Cramp, 1992; Chernetsov, 1998), and seem to be less oriented (Koskimies & Saurola, 1985; Basciutti *et al.*, 1997), which may delay their departure (Insley & Boswell, 1978).

There was more variation between adults and juveniles in the timing of migration in years when there was a high juvenile:adult ratio (table 1, figure 2), i.e. in successful breeding years. This could be related to the fact that Sedge Warblers are known to rear second broods in particularly favourable years (Van der Hult, 1986).

The age-ratio we observed differs from those found in other studies using a constant effort mist-netting, and where first year birds were much more frequent than adults (Koskimies & Saurola, 1985; Grandío & Belzunce, 1987; Spina & Bezzi, 1990; Literák *et al.*, 1994; Basciutti *et al.*, 1997; Chernetsov, 1998). In northern Spain, at distances lower than 500 km from our study area, the age ratio is well over 2 (Grandío & Belzunce, 1987; Grandío, 1999). This difference might be caused

by juvenile, less experienced birds not crossing throughout the centre of the Iberian Peninsula due to more difficulties in orientation, the conditions for migration being less favourable than along the coast. However, it seems that adults and juveniles use the same route when crossing Iberia (Cantos, 1992). Alternatively, the high proportion of adults that we observed as compared to age ratios obtained in recognised stopover places in the western European migratory route could indicate a high juvenile mortality of first year birds in their trip from northern to central Spain. Further studies are needed to explain this difference in the age-ratio. Nevertheless, at least part of the variation in the age ratio among years may be explained by the breeding success in the reproduction areas, as pointed out by the correlation between the Spanish and British age ratios. This suggests that the variation in the numbers of birds crossing over central Spain is related to the breeding success of the British population, in accordance with the geographical origin of the migrant Sedge Warblers in Spain. This might therefore add a complementary perspective on breeding season success. Besides the studies developed in the breeding areas, analysing the population dynamics in the stopover and winter

ring areas should be a very important subject in the global conservation of migratory species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to all ringers and assistants of SEO-Monticola ringing group who have participated in fieldwork at Las Minas Ringing Station over the five years of this study. We are grateful to San Martín de la Vega Town Council, Sureste de Madrid Regional Park, and Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid for allowing us to work in Las Minas reedbed and for their help. We thank the Spanish and Portuguese Ringing Schemes (Oficina de Anillamiento de la Dirección General de Conservación de la Naturaleza, and Central Nacional de Anilhagem Portuguesa - Instituto da Conservação da Natureza, respectively), which contributed with the Recoveries Data Base of Sedge Warblers. The manuscript greatly benefitted from comments by J. Pérez-Tris, G. Blanco, J. Potti, S. Ormerod, C. Wernham, and an anonymous referee. Fieldwork in 1996 was funded by Iberdrola. Financial support to A.B. was provided by a F.P.U. grant.

REFERENCES

- AIDLEY, D. J. & WILKINSON, R. 1987. The annual cycle of six *Acrocephalus* warblers in a Nigerian reedbed. *Bird Study*, 34: 226-234.
- ARI, L. 1996. Hyonteissyojien muutto Hoytiaisen lintuasemalla. *Siipirikko*, 23: 163-179.
- ASENSIO, B. & CARRASCAL, L. M. 1987. Migratología de las agachadizas comunes (*Gallinago gallinago*, L.) invernantes en la península Ibérica. *Ardeola*, 34: 225-242.
- BAIRLEIN, F. 1994. *European-African songbird migration network. Manual of field methods*. European Science Foundation. Wilhelmshaven.
- BASCIUTTI, P.; NEGRA, O. & SPINA, F. 1997. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in northern Italy. *Ringling & Migration*, 18: 59-67.
- BERNIS, F. 1966. *Migración en aves: tratado teórico y práctico*. SEO. Madrid.
- BIBBY, C. J. 1978. Some breeding statistics of Reed and Sedge Warblers. *Bird Study*, 25: 207-222.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scandinavica*, 12: 1-12.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ringling & Migration*, 4: 175-184.
- BIBBY, C. J.; GREEN, R. E.; PEPLER, G. R. M. & PEPLER, P. A. 1976. Sedge Warbler migration and reed aphids. *British Birds*, 69: 384-399.
- CANTOS, F. 1992. *Migración e invernada de la familia Sylviidae (orden Paseriformes, clase Aves) en la península Ibérica*. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

- CANTOS, F. J. & TELLERÍA, J. L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula. *Journal of Avian Biology*, 25: 131-134.
- CES-News 1995-1999. British Trust for Ornithology. Thetford.
- CHERNETSOV, N. 1996. Preliminary hypothesis on migration of Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Eastern Baltic. *Vogelwarte*, 38: 201-210.
- CHERNETSOV, N. 1998. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. *Ornis Svecica*, 8: 77-82.
- CRAMP, S. (Ed.) 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic. Vol. 6. Warblers*. Oxford University Press. Oxford.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A. & SEOANE, J. 1997. Fenología de tres especies de passeriformes palustres en la Estación de Anillamiento de Las Minas (Madrid): el Carricerín Común, el Carricero Común y el Carricero Tordal. In: *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 46-59. SEO-Monticola. Madrid.
- GINN, H. B. & MELVILLE, D. S. 1983. *Moult in birds*. BTO Guide 19. British Trust for Ornithology. Tring.
- GRANDÍO, J. M. 1998. Comparación del peso y su incremento, del tiempo de estancia y de la abundancia del Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) entre dos zonas de la marisma de Txingudi (N de España). *Ardeola*, 45: 137-142.
- GRANDÍO, J. M. 1999. Migración postnupcial diferencial del Carricerín Común (*Acrocephalus schoenobaenus*) en la marisma de Txingudi (N de España). *Ardeola*, 46: 171-178.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1987. Migración postnupcial de carriceros (género *Acrocephalus*) y otros passeriformes típicos de carrizal en el valle de Jaizubia (Guipúzcoa). *Munibe*, 39: 81-94.
- HAUKIOJA, E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines. *Ornis Fennica*, 48: 101-116.
- HOWLETT, P.; JÜTTNER, I. & ORMEROD, S. J. 2000. Migration strategies of sylviid warblers: chance patterns or community dynamics? *Journal of Avian Biology*, 31: 20-30.
- INSLEY, H. & BOSWELL, R. C. 1978. The timing of arrivals of Reed and Sedge Warblers at South coast ringing sites during autumn passage. *Ringling & Migration*, 2: 1-9.
- JARRY, G. 1982. Le migrations du Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*) illustrées par les reprises enregistrées au C.R.B.P.O. (de 1924 a 1980). *Bulletin (Fuille) de Liaison*, 12: 1-21.
- KOSKIMIES, P. & SAUROLA, P. 1985. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report. *Ornis Fennica*, 62: 145-152.
- LITERÁK, I.; HONZA, M. & KONDELKA, D. 1994. Postbreeding migration of Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in the Czech Republic. *Ornis Fennica*, 71: 151-155.
- MASON, C. F. 1995. Long-term trends in the arrival dates of spring migrants. *Bird Study*, 42: 182-189.
- ORMEROD, S. J. 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus schoenobaenus* in a South Wales reedswamp. *Ringling & Migration*, 11: 1-11.
- ORMEROD, S. J.; JENKINS, R. K. B. & PROSER, P. J. 1991. Further studies on the pre-migratory weights of Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in south west Wales: patterns between sites and years. *Ringling & Migration*, 12: 103-112.
- PEACH, W.; BAILLIE, S. & UNDERHILL, L. 1991. Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis*, 133: 300-305.
- PETIT, D. R. 2000. Habitat use by landbirds along Nearctic-Neotropical migration routes: implications for conservation of stopover habitats. *Studies in Avian Biology*, 20: 15-33.
- RØSTAD, O. W. 1986. The autumn migration of the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in East Finnmark. *Cinclus (Fauna Norv., Ser. C.)*, 9: 57-61.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000a. Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal für Ornithologie*, 141: 441-460.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000b. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, 122: 306-317.

- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2001. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 128: 217-227.
- SHENNAN, N. M. 1985. Relationships between morphology and habitat selection by male Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ringin & Migration*, 6: 97-101.
- SIMMS, E. 1985. *British Warblers*. Mellanby. London.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. *Biometry*. 2nd edition. Freeman. San Francisco.
- SPINA, F. 1999. Value of ringing information for bird conservation in Europe. *Ringin & Migration*, 19 (suppl.): S29-S40.
- SPINA, F. & BEZZI, E. 1990. Autumn migration and orientation of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Northern Italy. *Journal für Ornithologie*, 131: 429-438.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. 4th edition. Stockholm.
- TELLERÍA, J. L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raíces. Madrid.
- VAN DER HUT, R. M. G. 1986. Habitat choice and temporal differentiation in reed passerines of a Dutch marsh. *Ardea*, 74: 159-176.



Fenología, parámetros demográficos, biometría y tasa de engorde de las poblaciones local y migrante de Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) en el centro de España

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A. Fenología, parámetros demográficos, biometría y tasa de engorde de las poblaciones local y migrante de Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) en el centro de España.

RESUMEN

Dentro de cada especie se observan variaciones en su estrategia vital dependientes de la edad, el sexo y el origen de las distintas poblaciones. El Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) es un migrador transahariano ampliamente distribuido por el centro y oeste del Paleártico. Durante la migración, coinciden las aves migrantes procedentes del centro y norte de Europa con los individuos que se reproducen en el sur. Por primera vez en la península Ibérica, se analizan por separado las poblaciones local y migrante de Carricero Común empleando los datos obtenidos entre 1995 y 2003 en una estación de anillamiento de esfuerzo constante ubicada en un carrizal del centro de España. Se ha estudiado la fenología, estructura poblacional, biometría y tasa de engorde de los carriceros atendiendo a su edad, sexo y población siempre que fue posible. Los carriceros migrantes en el área de estudio, procedentes del centro y norte de Europa, llegan en primavera a principios de abril, antes que los locales, y son los últimos en pasar durante la migración otoñal, por lo que la población migrante y la local presentan fenologías diferentes. Las aves reproductoras invernán al menos en parte al oeste del África subsahariana y llegan al área de estudio a mediados de abril. Se reproducen entre mayo y julio y abandonan la zona antes de que acabe agosto, mientras que los últimos adultos migrantes se detectan hasta finales de septiembre. Los primeros jóvenes locales se capturan en la primera quincena de junio y se marchan a finales de agosto, antes que los últimos jóvenes migrantes que se observan hasta principios de noviembre. Se detecta un elevado porcentaje de la población desarrollando la muda parcial postnupcial (o postjuvenil), tanto en aves locales como en las no locales, con lo que los individuos migrantes solapan muda y migración. En la población reproductora se detecta una mayor cantidad de machos que de hembras y la proporción de jóvenes con respecto a los adul-

tos es de 0,2, aunque sendos parámetros varían entre años. Al menos el 13% de los adultos y el 18% de los jóvenes locales retornan al área de un año para otro. Durante la migración otoñal, la proporción según edades de las aves no locales es de 0,9 jóvenes por adulto y al menos el 1-3% de estos individuos vuelven a capturarse en sucesivas migraciones. Las aves locales son más pequeñas que las no locales y presentan alas proporcionalmente más cortas. Dada la existencia de un gradiente latitudinal en el tamaño de la especie en Europa, la longitud alar no permite discriminar entre poblaciones de distinto origen. Sin embargo, podemos afirmar que por el área de estudio pasan poblaciones de mayor tamaño que la reproductora. En la población local, las hembras son más pequeñas que los machos y presentan alas proporcionalmente más cortas. De manera similar, los jóvenes son más pequeños y poseen alas más cortas que los adultos. Durante el paso otoñal, el carrizal de Las Minas es un buen lugar de engorde para los carriceros, tanto locales como migrantes, con tasas medias de engorde entre 0,04 y 0,30 g/día según poblaciones y edades. Además, la tasa de engorde parece verse afectada por el desarrollo de la muda parcial, sobre todo en las aves jóvenes, de manera que los jóvenes mudando engordan más lentamente que los que no están mudando, lo que implicaría un coste por el solapamiento de dos actividades que requieren mucha energía.



Fenología, biometría, parámetros demográficos y tasa de engorde de las poblaciones local y migrante de Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) en el centro de España

Ana Bermejo

RESUMEN

Dentro de cada especie se observan variaciones en su estrategia vital dependientes de la edad, el sexo y el origen de las distintas poblaciones. El Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) es un migrador transahariano ampliamente distribuido por el centro y oeste del Paleártico. Durante la migración, coinciden las aves migrantes procedentes del centro y norte de Europa con los individuos que se reproducen en el sur. Por primera vez en la península Ibérica, se analizan por separado las poblaciones local y migrante de Carricero Común empleando los datos obtenidos entre 1995 y 2003 en una estación de anillamiento de esfuerzo constante ubicada en un carrizal del centro de España. Se ha estudiado la fenología, estructura poblacional, biometría y tasa de engorde de los carriceros atendiendo a su edad, sexo y población siempre que fue posible. Los carriceros migrantes en el área de estudio, procedentes del centro y norte de Europa, llegan en primavera a principios de abril, antes que los locales, y son los últimos en pasar durante la migración otoñal, por lo que la población migrante y la local presentan fenologías diferentes. Las aves reproductoras invernan al menos en parte al oeste del África subsahariana y llegan al área de estudio a mediados de abril. Se reproducen entre mayo y julio y abandonan la zona antes de que acabe agosto, mientras que los últimos adultos migrantes se detectan hasta finales de septiembre. Los primeros jóvenes locales se capturan en la primera quincena de junio y se marchan a finales de agosto, antes que los últimos jóvenes migrantes que se observan hasta principios de noviembre. Se detecta un elevado porcentaje de la población desarrollando la muda parcial postnupcial (o postjuvenil), tanto en aves locales como en las no locales, con lo que los individuos migrantes solapan muda y migración. En la población reproductora se detecta una mayor cantidad de machos que de hembras y la proporción de jóvenes con respecto a los adultos es de 0,2, aunque sendos parámetros varían entre años. Al menos el 13% de los

adultos y el 18% de los jóvenes locales retornan al área de un año para otro. Durante la migración otoñal, la proporción según edades de las aves no locales es de 0,9 jóvenes por adulto y al menos el 1-3% de estos individuos vuelven a capturarse en sucesivas migraciones. Las aves locales son más pequeñas que las no locales y presentan alas proporcionalmente más cortas. Dada la existencia de un gradiente latitudinal en el tamaño de la especie en Europa, la longitud alar no permite discriminar entre poblaciones de distinto origen. Sin embargo, podemos afirmar que por el área de estudio pasan poblaciones de mayor tamaño que la reproductora. En la población local, las hembras son más pequeñas que los machos y presentan alas proporcionalmente más cortas. De manera similar, los jóvenes son más pequeños y poseen alas más cortas que los adultos. Durante el paso otoñal, el carrizal de Las Minas es un buen lugar de engorde para los carriceros, tanto locales como migrantes, con tasas medias de engorde entre 0,04 y 0,30 g/día según poblaciones y edades. Además, la tasa de engorde parece verse afectada por el desarrollo de la muda parcial, sobre todo en las aves jóvenes, de manera que los jóvenes mudando engordan más lentamente que los que no están mudando, lo que implicaría un coste por el solapamiento de dos actividades que requieren mucha energía.

SUMMARY

Phenology, demographic parameters, biometrics, and fattening rate of breeding and migrant Reed Warblers (Acrocephalus scirpaceus) in central Spain. Sex and age-dependent life-history variations as well as population differences are common among passerines. The Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) is a small tropical migrant with a wide breeding distribution across the central and western Palearctic. During migratory passages, locally breeding birds coexist in the same localities with migrant individuals coming from northern and central Europe. This is the first work aimed to separately analyse migrant and breeding populations of Reed Warblers in the Iberian Peninsula by using data obtained from 1995 to 2003 in a constant-effort ringing station in a reedbed in central Spain. Phenology, population structure, biometrics and fattening rates in relation to age, sex and population are documented by distinguishing locally breeding individuals from migrant birds. Reed Warblers migrating to breed in central and western Europe arrived to the area in their spring migration in early April, before than locally breeding birds, and they are the last ones captured while in autumnal passage, so that local and migrant populations have different migrant phenologies. At least some locally breeding birds winter in the west of subsaharian Africa and arrive to the area in mid April, with breeding taking place between May and July. They leave the area before the end of August, while the last adult migrant individuals are captured until the end of September. The first locally-born young are captured in the first half of July and abandon the area in late August, earlier than the last young migrant birds that are observed until early November. A high percentage of the population underwent a partial postjuvenile moult in both local and migrant birds so that migrant birds overlap migration and moult. A higher proportion of males than females was observed in the breeding population, and the proportion of young birds with respect to adults was 0,2, although both parameters varied across years. At least 13% of adults and 18% of locally-born young return to the area. In autumn passage the age proportion increases to 0,9 young per adult bird and 1-3% of birds in passage were recaptured in later migration periods. Locally-born individuals were smaller than migrant birds and had proportionally shorter wings. Howe-

ver, due to the latitudinal gradient in the species overall size across Europe, wing length cannot be used to segregate populations of different origin, although we could ascertain that populations of larger overall size than the locally-breeding population pass through the area in their migratory journeys. In the locally breeding population females were smaller than males and had proportionally shorter wings. Similarly, young were smaller and had proportionally shorter wings than adults. The Las Minas reedbed was a good fattening area for both migrant and local Reed Warblers, with fattening rates 0,04-0,30 g/day, depending on population and age. In addition, the fattening rate seemed to be affected by the onset of partial moult, in particular for young birds, so that moulting birds get fat at a slower rate than non-moulting birds, implying a cost of overlapping such energy-demanding activities.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la biología de una especie debe incluir datos básicos como son su fenología, estructura poblacional, estrategia de migración, biometría, tasas de retorno, de supervivencia, longevidad, etc. Las diferentes fases del ciclo biológico (reproducción, muda y migración) deben estar perfectamente sincronizadas en el tiempo, especialmente aquellas que requieran mayor cantidad de energía, para poder asegurar su supervivencia y éxito reproductor (Jenni & Winkler, 1994; Kjellén, 1994; Lindström *et al.*, 1994; Gwinner, 1996; Pérez-Tris *et al.*, 2001; O'Hara, 2002). A menudo la estrategia de muda es diferente según la edad del ave (Jenni & Winkler, 1994) y la estrategia de migración puede variar no solo con la edad sino también según el sexo (Ketterson & Nolan, 1983; Spina *et al.*, 1994). La biometría puede ser un método útil para el sexado de aves monocromáticas (p. ej. Dyrce, 1993), aunque hay que tener en cuenta que también puede variar según la edad del ave (Merom *et al.*, 1999).

Sin embargo, dentro de cada especie además de las variaciones según la edad y el sexo, existe una variabilidad debida a la población u origen del ave. Las variaciones interpoblacionales pueden llegar a ser grandes, siendo las diferencias tanto más importantes cuanto mayor es la amplitud de la distribución de la especie. Dicha variabilidad puede reflejarse en el desarrollo del ciclo biológico e incluso en la morfología de la especie. Así, el comportamiento migratorio de una especie cambia con la latitud de manera que las poblaciones más norteadas son migradoras, las meridionales sedentarias y las intermedias muestran una migración parcial (Alerstam, 1990; Berthold, 1999). Las aves de norte disponen de me-

nos tiempo para reproducirse, por lo que su periodo de cría es breve y realizan menos puestas con más huevos. La muda también está sujeta a restricciones y las poblaciones septentrionales deben mudar más rápido que las del sur, implicando una muda menos extensa o diferentes estrategias de muda (Jenni & Winkler, 1994). Las aves septentrionales presentan mayor tamaño que las meridionales (James, 1970), y las distintas estrategias migratorias se traducen en diferentes morfologías alares que incluso permiten distinguir poblaciones (Pérez-Tris *et al.*, 1999, 2000). Teniendo esto en cuenta, para poder describir adecuadamente la biología de una especie es preciso estudiarla por toda su área de distribución y recoger las posibles variaciones interpoblacionales.

En Europa, para las especies de amplia distribución la fenología migratoria de las poblaciones meridionales puede quedar enmascarada por el paso de las poblaciones más norteadas. Por ello, el simple análisis de los cambios de abundancia de las especies en el sur de Europa no permite conocer detalladamente el comportamiento migratorio de sus poblaciones. En estos casos, resulta fundamental diferenciar la población local de la migrante, así como describir su biología y migratología de forma separada (Schaub & Jenni, 2000a). El seguimiento y marcado de las aves en una localidad a largo plazo permite identificar los individuos y determinar, al menos en parte, a qué población pertenecen.

El Carricero Común es un paseriforme migrador transahariano cuyas poblaciones reproductoras se encuentran ampliamente distribuidas por el centro y oeste del Paleártico, desde el sur de los países escandinavos hasta el norte de África (Schulze-Hagen, 1997). En la península Ibérica

rica se distribuye de forma discontinua por gran parte del territorio, dependiendo de la disponibilidad de carrizales para criar (Gainzarain, 2003). A pesar de que se ha estudiado su biología y migración en numerosos lugares (p. ej. Christmas *et al.*, 1978; Bibby & Green, 1981, 1983; Ormerod, 1990; Literák *et al.*, 1995; Hall, 1996; Trocińska *et al.*, 2001; Formella & Busse, 2002) o en el marco de la ruta migratoria del Paleártico occidental (Schaub & Jenni, 2000a, b, 2001a, b), muy pocos estudios han analizado por separado las poblaciones reproductora y migrante en un área (Akriotis, 1998; Chernetsov, 1999; Merom *et al.*, 1999). En España hay algunos trabajos sobre la migración del Carricero Común (p. ej. Grandío & Belzunce, 1987; García Peiró, 1995; De la Puente *et al.*, 1997; Robson *et al.*, 2001; Korner-Nievergelt *et al.*, 2002), aunque en ningún caso se diferencian poblaciones.

Mediante el marcado y muestreo semanal continuado a lo largo de nueve años en una estación de anillamiento de esfuerzo constante se ha determinado, al menos en parte, la población de Carricero Común que se reproduce en esta zona del centro de España. Los objetivos del presente trabajo incluyen describir: (1) la fenología migratoria, reproductora y de muda de la especie teniendo en cuenta las poblaciones reproductora y migrante; (2) la estructura poblacional de las aves locales y algunos parámetros de las no locales; (3) la biometría de la especie teniendo en cuenta edad, sexo y población, y (4) los periodos de estancia y tasas de engorde durante la migración otoñal. Se espera que la población local y la no local muestren diferencias con respecto a la fenología, así como distinta biometría. Las aves no locales procedentes de poblaciones más norteñas deberían ser más grandes y tener alas más largas. Igualmente, al realizar un viaje migratorio diferente su fenología de paso por el área de estudio posiblemente difiera de la fenología de la población reproductora.

MATERIAL Y MÉTODOS

Trabajo de campo

El estudio se desarrolló en la Estación de Anillamiento de Las Minas (San Martín de la Vega, Madrid; 40°13' N 3°35' O). Es un área dominada por carrizo (*Phragmites australis*) en la orilla

del río Jarama, con manchas de espadaña (*Typha domingensis*), algunos sauces (*Salix alba*), chopos (*Populus alba*) y juncos (*Juncus* spp.). Las aves se capturaron con redes japonesas (132-144 m lineales de red) dispuestas siempre en los mismos lugares una vez a la semana entre abril de 1995 y diciembre de 2003. El horario de captura fue de seis horas desde el amanecer. Para analizar con mayor detalle la migración postnupcial, entre 2000 y 2003 se realizaron varias campañas de anillamiento diario durante el otoño (1-30 septiembre en 2000, 16 agosto-30 septiembre en 2001, 16 agosto-15 octubre en 2002 y 2003). En estas campañas se emplearon además 84 m lineales de red extra y todas las redes permanecieron abiertas durante seis horas desde el amanecer y cuatro horas antes del anochecer.

Las aves capturadas fueron anilladas y se dataron como jóvenes (nacidos en el año) o adultos (nacidos en años anteriores) teniendo en cuenta el desgaste del plumaje y el color del iris (Svensson, 1996). El sexo se determinó, cuando fue posible, por la presencia de placa incubatriz en las hembras o de protuberancia cloacal en los machos (Svensson, 1996). El desarrollo de la placa incubatriz se recogió según una escala de cuatro niveles (0 sin placa, 1 inicio, 2 desarrollada, 3 restos). Los jóvenes no pudieron ser sexados en su primer año de vida, pero sí cuando fueron recapturados en años posteriores como adultos.

A cada ave se le midió la longitud alar (con precisión de 0,5 mm) según el método de la cuerda máxima (Svensson, 1996), la longitud de la octava primaria (P8) numerada descendientemente (precisión 0,5 mm) según Jenni & Winkler (1989), la longitud del tarso (precisión 0,1 mm) con los dedos doblados (Svensson, 1996), y el peso (precisión 0,1 g). El nivel de grasa subcutánea se estimó visualmente siguiendo la escala descrita en Kaiser (1993). El desarrollo de la muda corporal se registró según una escala de tres niveles (0 sin muda, 1 mudando de 1 a 20 plumas, 2 mudando más de 20 plumas), aunque para la representación gráfica se han agrupado los niveles 1 y 2 debido al escaso número de aves capturadas mudando menos de 20 plumas.

Fenología

Se consideraron como pertenecientes a la población *local reproductora* (1) las aves captura-

das dentro del periodo exclusivamente reproductor (entre el 16 y el 30 de junio), (2) las hembras capturadas con placa incubatriz desarrollada, (3) las hembras con placa en regresión y los machos con protuberancia cloacal bien desarrollada entre el 15 de mayo y el 15 de julio, (4) los jóvenes hasta el 31 de julio y (5) las aves anilladas antes del 15 de mayo, pero recapturadas en el lugar 20 o más días después del anillamiento. El resto de aves se consideraron conjuntamente en un grupo de *no locales* (aunque posiblemente también incluya algunos individuos locales).

La fenología se obtuvo teniendo en cuenta la evolución estacional de: (1) el número de capturas, (2) la presencia de placa desarrollada en las hembras, (3) el peso, (4) la acumulación subcutánea de grasa y (5) el proceso de muda corporal. Para recoger gráficamente la fenología sólo se consideraron los cinco primeros años del estudio, pues el esfuerzo de muestreo difiere de los últimos cuatro, por las campañas diarias en otoño. Como la longitud de metros de red fue muy similar entre años, no se corrigió el esfuerzo de captura. La fenología reproductora y el número de puestas se obtuvieron según la evolución de la presencia de hembras con placa incubatriz. Mediante el análisis de la grasa y del peso (excluyendo las hembras con huevo en el oviducto, por el peso adicional del huevo; Cramp, 1992) se determinaron las fases de migración, ya que la grasa es la principal reserva energética durante el viaje y gran parte del incremento de peso que sufre se debe al cúmulo de grasa (Berthold, 1975; Jenni & Jenni-Eiermann, 1998).

Parámetros demográficos

Para cada año, se calculó la proporción de sexos de la población local como el número de machos capturados dividido por el número de hembras. La productividad se obtuvo como el número de jóvenes por cada adulto capturado. En ambos casos, se consideró únicamente la primera captura de cada ave en cada año independientemente de si los individuos eran los mismos entre años. La tasa de retorno al área de cría se calculó como el porcentaje de aves controladas al cabo de un año o más después de su primera captura, con respecto al total de aves anilladas.

En la población no local se obtuvo únicamente la proporción de edades durante el paso otoñal te-

niendo en cuenta los cinco primeros años de trabajo, dado que en primavera no es posible diferenciar edades, y tampoco sexar las aves migrantes con el método empleado. Se calculó la tasa de retorno a los lugares de paso como el porcentaje de aves no locales que pasan por el área de estudio en dos o más años con respecto al total de aves que pasan por la zona en cada estación.

Biometría

Se comparó la biometría de la población local según edades y sexos mediante un ANOVA bifactorial, empleando solo la primera captura de cada individuo para evitar pseudorreplicación. Las diferencias en la morfología alar independientemente del tamaño corporal se analizaron mediante un ANCOVA tomando el tarso (medida del tamaño estructural del ave; Senar & Pascual, 1997) como covariable y el ala como variable dependiente. En ambos casos se consideraron todos los años juntos, ya que no se encontraron diferencias entre ellos (todos los análisis $p > 0,186$). Posteriormente, se comparó la biometría entre poblaciones mediante un ANCOVA, teniendo en cuenta las clases de edad, y con la fecha de captura como covariable para eliminar el efecto del tiempo. Las poblaciones consideradas fueron *local*, *no local* y *extranjera*, incluyendo en esta última las aves anilladas o controladas en el centro y norte de Europa –que para el resto de análisis se incluyeron como no locales.

Periodos de estancia y tasas de engorde

Teniendo en cuenta las aves recapturadas durante las campañas otoñales se calculó el periodo de estancia como el número de días entre la primera y la última captura de cada ave dentro de la misma estación. La tasa de engorde se obtuvo como la diferencia de peso entre ambas capturas dividida por el periodo de estancia. Para ello se consideraron solo las aves recapturadas tres o más días después de su primera captura (Bibby & Green, 1981; Chernetsov, 1998a; Catry *et al.*, 2004), con lo que se reduce el posible efecto de la variación diaria de masa –aunque no se encontró correlación entre la hora de captura y el peso de los carriceros ($r_s = 0,09$; $p > 0,05$; $n = 466$)–, el efecto de pérdida de peso inicial que sufre un migrante cuando llega a una zona de parada (Lindström, 1995; Gannes, 2002), y el efec-

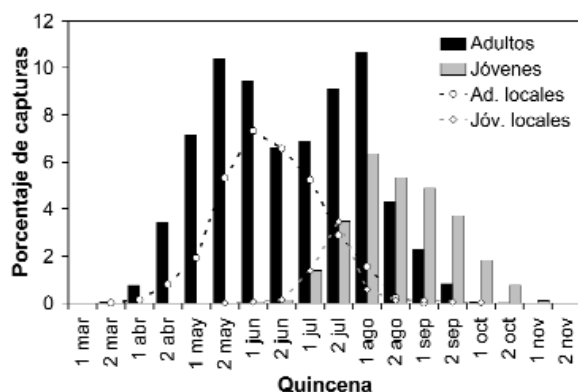


Figura 1. Fenología del Carricero Común en el centro de España (años agrupados de 1995 a 1999). Se incluye también el porcentaje de aves consideradas locales en cada periodo.

to de manejo del ave (Schwilzh & Jenni, 2001). Se diferenciaron tres poblaciones distintas: *local* según los criterios anteriormente descritos (no se obtuvo el periodo de estancia para estas aves), *migrante* que incluye aves que con seguridad no pertenecen a la población local, bien por su biometría (teniendo en cuenta la longitud alar obtenida en este trabajo: adultos ≥ 69 mm; jóvenes ≥ 68), bien por ser aves extranjeras, y *no local* que de nuevo incluye aves locales y migrantes.

Se compararon estos parámetros entre poblaciones mediante un ANOVA. El periodo de estancia se transformó logarítmicamente para normalizar la variable. En estos análisis no se consideró el año como un factor ya que el tamaño muestral se reduciría drásticamente. Las variaciones entre jóvenes y adultos se compararon por separado solo para las poblaciones no local y migrante, pues el tamaño muestral de la población local fue demasiado pequeño.

Con el fin de analizar en si la tasa de engorde se puede ver afectada por la muda corporal en el Carricero Común, puesto que algunas poblaciones solapan muda y migración (Herremans, 1990; Schaub & Jenni, 2000a, b), se comparó la tasa de engorde mediante un ANOVA entre edades y aves en distinto estado de muda en la población no local.

Resultados

Se realizaron 13.188 capturas de 9.447 individuos diferentes (5.223 adultos, 4.132 jóvenes y 92 aves

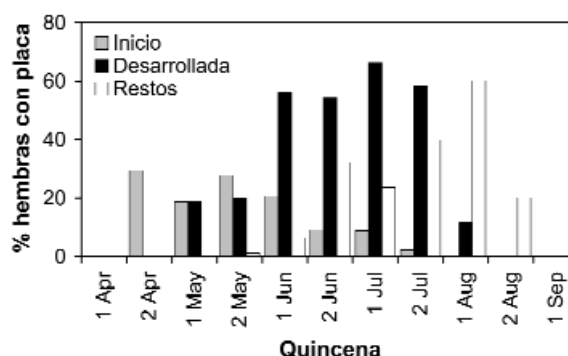


Figura 2. Evolución del número de hembras locales con placa incubatriz en el centro de España, según los distintos grados de desarrollo de la misma.

de edad indeterminada). El 21,7% de los individuos (20,5% adultos y 23,4% jóvenes) se capturaron en más de una ocasión. El 19,7% de las aves se consideró como perteneciente a la población local (840 machos adultos, 532 hembras adultas, 430 jóvenes y 57 individuos de edad o sexo indeterminados). Se capturaron 83 carriceros anillados en otras localidades y 31 aves anilladas en Las Minas fueron recapturados en otras localidades (tabla 1). Las aves procedentes de otras localidades españolas ($n = 25$) fueron capturadas en su totalidad en el centro peninsular y a menos de 125 km del área de estudio (18 ± 25 km de media). Cabe destacar que cinco de las once aves capturadas en Senegal pertenecían a la población reproductora del carrizal de Las Minas.

Fenología

Los primeros carriceros comunes llegan a finales de marzo o principios de abril (figura 1), mientras que las primeras aves de la población local se detectan a mediados de abril (tabla 2). Los machos llegan en promedio unos 10 días antes que las hembras (t de Student para muestras pareadas: $t_8 = -3,32$; $p = 0,011$). Las primeras hembras con placa incubatriz desarrollada se capturan a principios de mayo y las últimas a finales de julio o principios de agosto (tabla 2), aunque en junio y julio el porcentaje de hembras con placa se mantiene bastante constante (figura 2). Los primeros jóvenes se detectan en junio con el máximo de capturas en la primera quincena de agosto (figura 1). Los últimos adultos se aproximadamente un mes antes que los jóvenes, que se capturan hasta incluso mediados de noviembre (tabla 2, figura 1). La población reproductora aban-

Procedencia	Anillados en otras localidades y controlados en Las Minas	Anillados en Las Minas y controlados en otras localidades
Alemania	5	2
Austria	1	-
Bélgica	30	5
España (fuera de Las Minas)	11	14
Finlandia	1	-
Francia	8	1
Gran Bretaña	4	1
Holanda	3	3
Kaliningrado (Rusia)	-	1
Lituania	1	-
Luxemburgo	1	-
Marruecos	-	1
Portugal	1	-
República Checa	1	1
Senegal	10	1
Suecia	6	1
Total	83	31

Tabla 1. Número de carriceros comunes anillados o controlados fuera del área de estudio, según el país de procedencia.

			1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	Media	D.E.
Prim. llegadas	Todos	Adultos	1-abr	5-abr	22-mar	21-mar	4-abr	12-mar	15-abr	14-abr	14-abr	1-abr	12,1
		M. Ad.	1-abr	13-abr	22-mar	19-abr	21-abr	15-abr	28-abr	27-abr	14-abr	14-abr	11,9
		H. Ad.	8-abr	20-abr	23-abr	19-abr	9-may	23-abr	6-may	21-abr	26-abr	23-abr	9,2
	Locales	Adultos	1-abr	13-abr	22-mar	19-abr	21-abr	15-abr	28-abr	21-abr	26-abr	15-abr	12,0
		M. Ad.	1-abr	13-abr	22-mar	19-abr	21-abr	15-abr	28-abr	27-abr	14-abr	14-abr	11,9
		H. Ad.	8-abr	20-abr	23-abr	9-may	9-may	23-abr	6-may	21-abr	26-abr	26-abr	10,3
Prim. hembras con placa			21-abr	4-may	23-abr	9-may	16-may	23-abr	13-may	28-may	26-abr	4-may	12,7
Prim. jóvenes			24-jun	27-jun	8-jun	11-jul	3-jul	2-jul	24-jun	16-jun	6-jul	26-jun	10,2
Últ. hembras con placa			29-jul	30-jul	8-ago	25-jul	1-ago	29-jul	12-ago	20-jul	12-jul	28-jul	9,3
Últ. capturas	Todos	Adultos	21-oct	22-sep	5-oct	27-sep	22-sep	30-sep	21-oct	11-oct	22-sep	3-oct	11,8
		M. Ad.	2-sep	22-sep	15-ago	30-ago	14-ago	15-sep	11-sep	27-ago	17-ago	30-ago	14,1
		H. Ad.	24-sep	15-sep	5-oct	27-sep	22-sep	28-sep	26-sep	6-oct	18-sep	25-sep	7,0
		Jóvenes	5-nov	10-nov	26-oct	8-nov	31-oct	26-nov	28-oct	3-nov	15-oct	3-nov	11,6
	Locales	Adultos	26-ago	24-ago	31-ago	30-ago	29-ago	15-sep	30-ago	31-ago	17-ago	29-ago	7,7
		M. Ad.	19-ago	24-ago	15-ago	30-ago	14-ago	15-sep	30-ago	27-ago	17-ago	24-ago	10,1
		H. Ad.	26-ago	24-ago	31-ago	22-ago	29-ago	12-ago	20-ago	31-ago	10-ago	22-ago	7,7
		Jóvenes	7-oct	24-ago	20-sep	27-sep	22-ago	26-sep	21-sep	13-sep	28-jul	10-sep	22,6

Tabla 2. Fechas de las primeras y últimas capturas de Carricero Común en el centro de España, y de la presencia de hembras con placa incubatriz.

dona el área a finales de agosto, mientras que los últimos jóvenes nacidos en la zona se detectan hasta principios de septiembre con gran variabilidad entre años (tabla 2).

Durante la migración primaveral se observa un incremento del peso y la grasa de los adultos, principalmente en abril y la primera quincena de mayo (figura 3). A partir de ese momento dichos pará-

metros disminuyen y se estabilizan durante la época de cría –en junio y la primera quincena de julio–. En la población local no se detecta en primavera el incremento del peso y la grasa, y sus valores mantienen estables desde mediados de abril hasta mediados de julio. Durante la reproducción las hembras grávidas pesan en promedio 1,7 g más que las hembras no grávidas (n = 20,

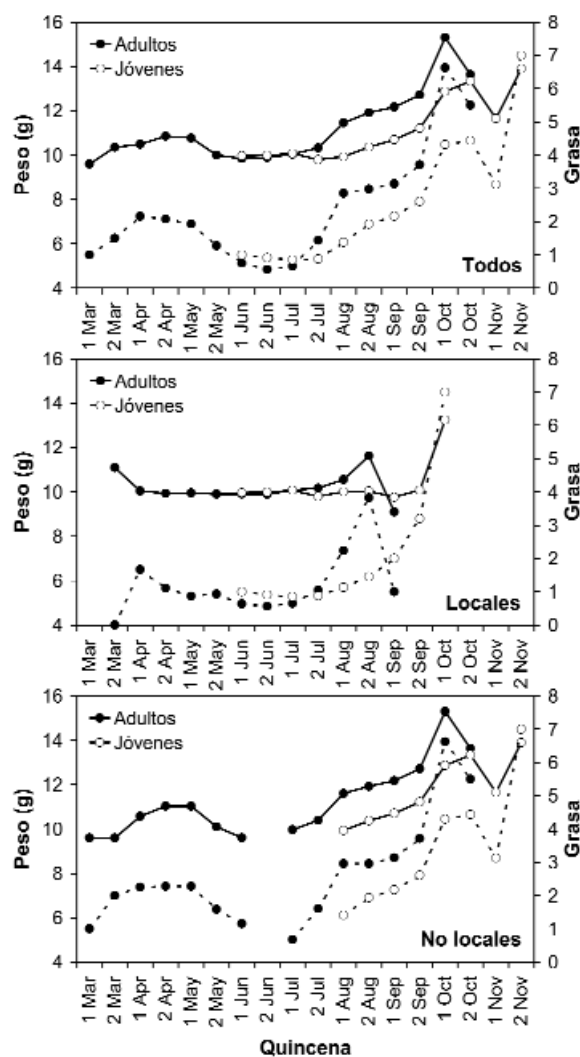


Figura 3. Evolución de la media del peso (línea continua) y de la grasa subcutánea (línea discontinua) de adultos y jóvenes de Carricero Común en el centro de España. Se muestran todas las aves juntas, aves locales y aves no locales.

teniendo en cuenta las mismas hembras en ambos estados). En la segunda quincena de julio y sobre todo en la primera de agosto, se produce un incremento del peso y la grasa en los adultos, tanto locales como no locales, para alcanzar los valores máximos en el mes de octubre. Los jóvenes comienzan a engordar en agosto y ganan peso y grasa más lentamente, alcanzando los valores máximos en la segunda quincena de octubre.

La muda parcial postnupcial, que afecta solo a las plumas del cuerpo, comienza en la segunda quincena de junio y se prolonga hasta que desaparecen los últimos adultos (figura 4), aunque la

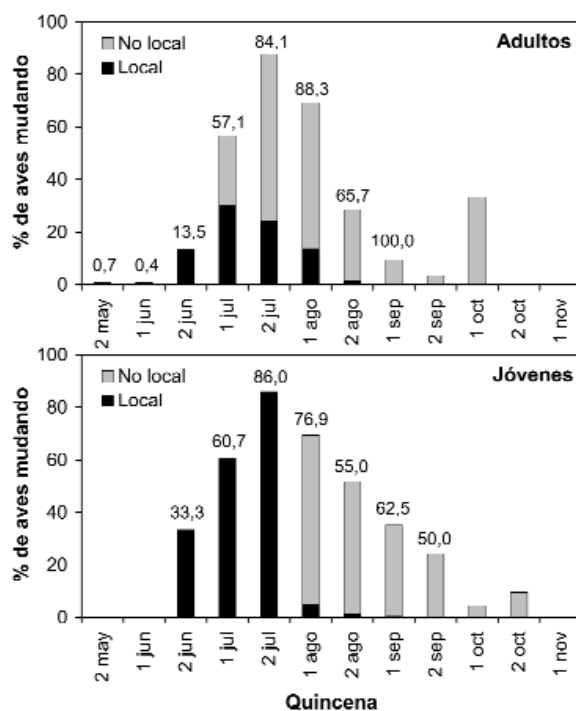


Figura 4. Evolución del porcentaje de carriceros comunes realizando muda parcial en el centro de España, según edades y poblaciones (local y no local). Se incluye sobre cada columna el porcentaje de aves de la población local que están mudando.

mayoría mudan entre julio y la primera quincena de agosto (75,9%). La muda parcial postjuvenil tiene lugar en las mismas fechas, aunque se extiende hasta que desaparecen los últimos jóvenes, con el máximo porcentaje de aves mudando en la segunda quincena de julio. Solo una parte de los individuos en muda activa pertenecen a la población local.

Parámetros demográficos

La población reproductora presenta una proporción de sexos de 1,8 machos por cada hembra (rango: 1,1-2,9), aunque varía entre años ($\chi^2_8 = 19,42$, $p = 0,013$). La productividad media es de 0,2 jóvenes por cada adulto (rango: 0,1-0,3) y también difiere entre años ($\chi^2_8 = 24,64$, $p = 0,002$). La tasa de retorno de los adultos locales es similar entre machos (13,5%) y hembras (13,0%; $\chi^2 = 0,05$, $p = 0,818$). Los jóvenes retornan al área de nacimiento en mayor porcentaje (18,1%) que los adultos locales (13,3%; $\chi^2 = 5,59$, $p = 0,018$), y al menos el 80,5% de los jóvenes que retornan se quedan a criar en el área de estudio.

Poblac.	Edad	Sexo	Ala (mm)			Octava primaria (mm)			Tarsos (mm)		
			Media±DE	n	Rango	Media±DE	n	Rango	Media±DE	n	Rango
Local	Adulto	Todos	64,1±1,8	1.429	58,0-69,5	49,4±1,6	1.428	45,0-55,0	21,92±0,71	1.408	19,56-24,40
		Machos	64,6±1,6	840	59,0-69,5	49,9±1,5	837	45,0-55,0	22,09±0,68	832	20,02-24,40
		Hembras	63,4±1,7	527	58,0-69,0	48,7±1,5	515	45,0-53,0	21,66±0,69	519	19,56-24,40
	Joven	Todos	63,0±1,7	403	59,0-68,0	48,4±1,5	401	44,0-53,0	21,93±0,72	378	20,05-24,11
		Machos	63,4±1,5	29	60,0-67,0	48,7±1,4	29	45,5-51,5	22,22±0,67	29	20,89-23,85
		Hembras	62,1±1,2	16	60,0-64,0	47,7±1,1	16	46,0-49,5	21,61±0,80	16	20,05-22,70
No local	Adulto	Todos	65,8±2,4	3.498	58,0-73,0	50,7±2,0	3.377	44,5-58,0	22,46±0,84	3.184	19,14-24,96
	Joven	Todos	64,1±2,4	3.568	57,0-71,0	49,2±1,9	3.479	44,0-56,0	22,31±0,82	3.194	19,22-24,52
Extranj.	Adulto	Todos	67,1±2,0	52	61,0-71,0	51,7±1,9	46	47,5-55,0	22,69±0,93	41	20,73-24,78
	Joven	Todos	65,8±1,7	17	63,0-68,0	50,4±1,4	17	48,5-53,0	22,59±0,59	16	21,09-23,50

ANOVA de comparación entre edades y sexos en la población local

	F _{1,1408}	p	F _{1,1393}	p	F _{1,1392}	p
Edad	23,04	<0,001	21,50	<0,001	0,18	0,673
Sexo	21,48	<0,001	21,29	<0,001	22,99	<0,001
Edad x Sexo	0,05	0,831	0,12	0,731	0,71	0,400

ANCOVA de comparación entre poblaciones

	F _{1,8960}	p	F _{1,8741}	p	F _{1,8214}	p
Edad	40,85	<0,001	31,80	<0,001	5,61	0,018
Población	207,14	<0,001	193,14	<0,001	95,87	<0,001
Edad x Población	10,57	<0,001	8,07	<0,001	8,69	<0,001
Covariable Fecha	0,08	0,772	44,43	<0,001	72,72	<0,001

Tabla 3. Biometría de las poblaciones de Carricero Común en el centro de España. Se incluyen los resultados de la comparación de medidas dentro de la población reproductora según edades y sexos, y de comparación entre poblaciones (local, no local y extranjera) teniendo en cuenta la edad.

Durante el paso otoñal, la proporción de edades de la población no local es de 0,9 jóvenes por adulto (rango: 0,6-1,1), con variaciones interanuales ($\chi^2_4 = 26,84$, $p < 0,001$). Al menos un 3% de las aves capturadas durante el paso otoñal son recapturadas en años posteriores en ese mismo paso, mientras que en primavera la tasa de retorno es del 1%.

Biometría

En la población local los adultos presentan alas más largas que los jóvenes, mientras que su tamaño estructural, medido como la variable esquelética tarso, es similar (tabla 3). Los machos son más grandes que las hembras, tanto en medidas de plumaje como esqueléticas en ambas edades (tabla 3). Independientemente del tamaño corporal, los adultos tienen alas proporcionalmente más largas que los jóvenes, y los machos que las hembras (ANCOVA, g. l. = 1.380: Edad:

$F = 24,85$, $p < 0,001$; Sexo: $F = 13,76$, $p < 0,001$; Edad x Sexo: $F = 0,003$, $p = 0,951$; Covariable Tarso: $F = 54,03$, $p < 0,001$). A pesar de las diferencias de tamaño en las aves adultas entre machos y hembras, existe un amplio solapamiento en los rangos de medidas (figura 5).

Las aves locales son más pequeñas que las no locales y todas ellas que las extranjeras, tanto en adultos como en jóvenes (tabla 3), y de manera similar presentan alas más cortas independientemente del tamaño (no se muestran los resultados del ANCOVA con el tarso y la fecha como covariables; todas $p < 0,024$). Se observa una importante variación a lo largo de los meses en las medias quincenales de las distintas variables biométricas (figura 6).

Tasa de engorde y periodo de estancia

Durante la migración otoñal las aves permanecen en el carrizal aproximadamente una semana,

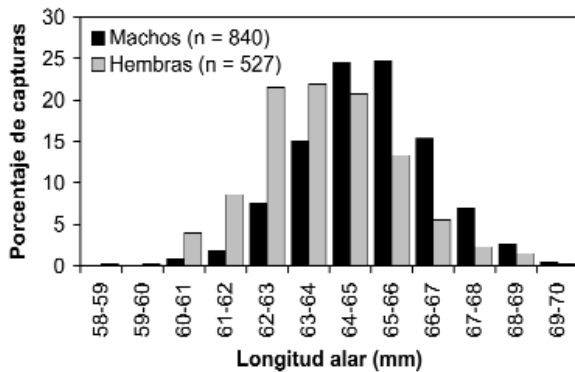


Figura 5. Distribución de frecuencias de la longitud alar de los machos y hembras de Carricero Común de la población reproductora del centro de España.

sin que haya diferencias entre adultos ($6,9 \pm 7,8$ días; $n = 154$) y jóvenes ($6,0 \pm 7,8$ días; $n = 312$), ni entre migrantes y aves no locales (tabla 4; ANOVA: Edad: $F_{1,462} < 0,01$, $p = 0,951$; Población: $F_{1,462} = 0,65$, $p = 0,422$; Edad x Población: $F_{1,462} = 0,82$, $p = 0,366$).

La tasa de engorde no se correlaciona con el peso del ave en su primera captura ($r = 0,01$; $p > 0,05$; $n = 266$). Las distintas poblaciones consideradas presentan diferentes tasas de engorde ($F_{1,267} = 9,78$; $p < 0,001$), siendo las aves no locales las que engordan más lentamente (tabla 4). En la población migrante no hay diferencias en la tasa de engorde según edades ($t_{20} = 0,10$; $p = 0,756$), mientras que los adultos engordan más rápidamente que los jóvenes en las aves no locales ($t_{242} = 10,48$; $p = 0,001$). Dentro de la población no local, las aves que están realizando la muda parcial engordan más lentamente que las que no están mudando (ANOVA: Edad: $F_{1,238} = 8,94$; $p = 0,003$; Muda: $F_{1,238} = 5,13$; $p = 0,024$; Edad x Muda: $F_{1,238} = 3,67$; $p = 0,056$), aunque el patrón parece diferir con la edad (figura 7).

DISCUSIÓN

El Carricero Común es el ave más abundante del carrizal de Las Minas y presenta una importante población reproductora, además de numerosos migrantes que emplean la zona durante los pasos. Estos individuos proceden principalmente del centro y norte de Europa, aunque también de áreas más orientales como los países Bálticos o

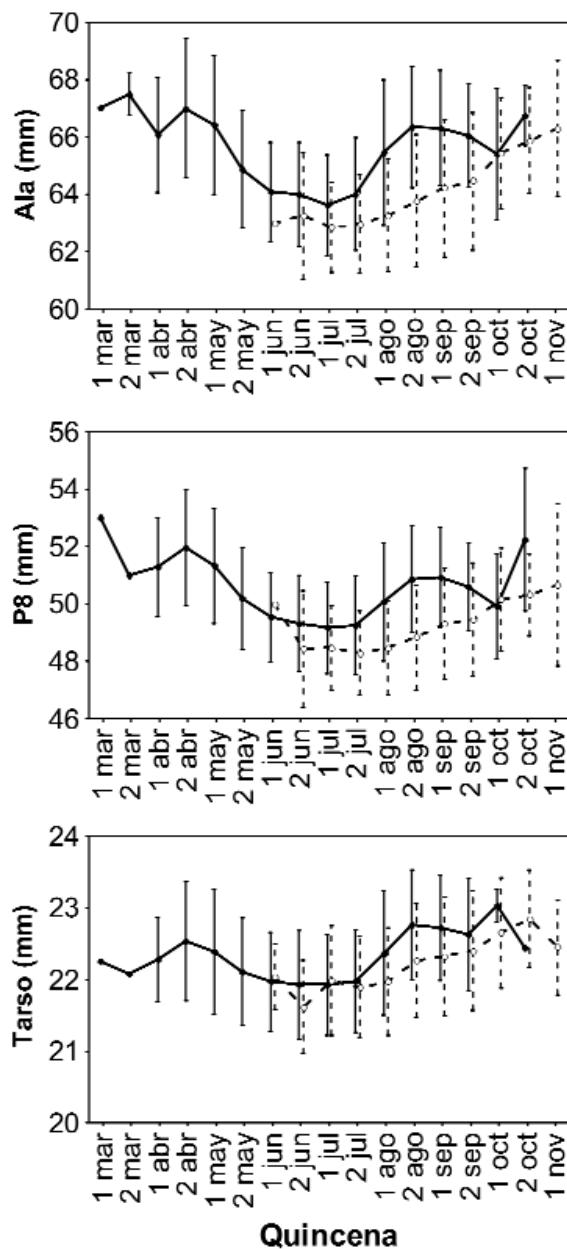


Figura 6. Evolución de la longitud alar, octava primaria y tarso de adultos (línea continua) y jóvenes (línea discontinua) de Carricero Común en el centro de España. Se incluye la media y la desviación estándar para cada quincena.

Finlandia (Cantos, 1992), lo que coincide con lo descrito para la especie (Cramp, 1992), cuyas poblaciones del oeste, centro y norte de Europa migran con dirección sur-suroeste atravesando Iberia (Bibby & Green, 1981; Dowsett-Lemaire & Dowsett, 1987; Literák *et al.*, 1995; Schulze-Hagen, 1997; Trocińska *et al.*, 2001; Formella & Busse, 2002; Redfern & Alker, 2002). Según los controles extranjeros, las aves reproductoras del

Población	Edad	Periodo de estancia (días)		Tasa de engorde (g/día)		% de aves mudando
		Media±DE	n	Media±DE	n	
Local	Todos	-	-	0,20±0,10	4	100
No local	Todos	6,4±7,9	419	0,07±0,23	244	35
	Adultos	7,2±8,0	135	0,13±0,20	85	25
	Jóvenes	6,0±7,9	284	0,04±0,23	159	40
Migrante	Todos	5,7±6,7	47	0,29±0,21	22	9
	Adultos	5,1±6,7	19	0,27±0,16	8	11
	Jóvenes	6,1±6,8	28	0,30±0,24	14	7

Tabla 4. Periodos de estancia y tasas de engorde de jóvenes y adultos según las poblaciones consideradas. Se incluye también el porcentaje de aves que estaba realizando la muda parcial.

centro de España parecen invernar en el oeste del África subsahariana, coincidiendo con las áreas de invernada descritas para las poblaciones del centro y oeste de Europa (desde Senegal hasta Nigeria; Cramp, 1992; Redfern & Alker, 2002).

La fenología migratoria se enmarca dentro de la indicada para las poblaciones del oeste y centro de Europa (Cramp, 1992; Literák *et al.*, 1995; Akriotis, 1998; Redfern & Alker, 2002). También coincide con la observada en otras zonas de la península Ibérica obtenida mediante capturas con redes japonesas (Grandío & Belzunce, 1987; García Peiró, 1995; Robson *et al.*, 2001), así como por estaciones de censo (Paracuellos, 1996), con los máximos de paso en mayo y julio-agosto, aunque puede haber diferencias interanuales posiblemente debidas a las condiciones meteorológicas (Barriocanal *et al.*, 2002a, b). Sin embargo, analizando recuperaciones de aves Cantos (1992) encuentra el pico de paso otoñal en septiembre, lo que puede deberse a que las aves que durante el paso permanecen más tiempo sedimentadas tienen más probabilidad de recaptura, y también a que los migrantes tardíos tienen más probabilidad de morir accidentados o ser capturados (Bibby & Green, 1981).

Por otro lado, aunque coinciden en el área dos poblaciones distintas, una local reproductora y una migrante, se puede diferenciar la fenología de ambas. Las aves migrantes están en primavera desde finales de marzo o principios de abril hasta finales de mayo, y durante el paso otoñal entre la segunda quincena de julio y finales de septiembre, con los últimos jóvenes en noviembre. Los adultos de Carricero Común abandonan

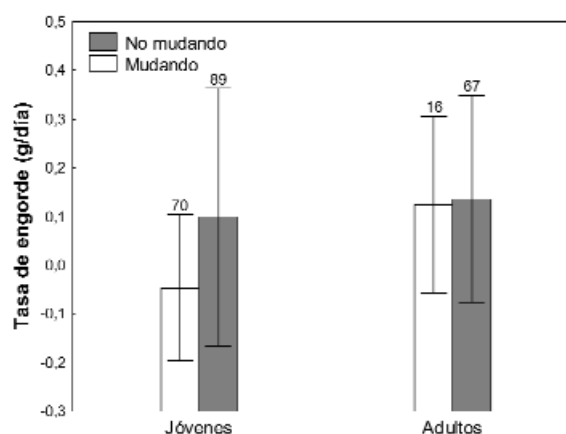


Figura 7. Tasa de engorde de los jóvenes y adultos de Carricero Común en el centro de España con relación al estado de muda parcial. Se indica la media, la desviación estándar y el tamaño muestral.

sus áreas de cría en el norte y centro de Europa a finales de julio (Cramp, 1992), con lo que las primeras aves pueden llegar a Iberia ese mismo mes.

La población local llega al área de cría unos 15 días más tarde, como lo encontrado en otras zonas (Chernetsov, 1999), para reproducirse entre mayo y julio y abandonar la zona antes de que acabe agosto. Los machos llegarían antes que las hembras para establecerse los primeros en los territorios de cría (Chernetsov, 1999). Dado el prolongado periodo en que se detectan hembras con placa, podrían llevar a cabo dos puestas durante la temporada de cría (Cramp, 1992; García Peiró, 1995); sin embargo, la distribución de placas desarrolladas no es claramente bimodal, por lo que podría tratarse de una puesta muy extendida en el tiempo (Bibby, 1978). El máximo de jóvenes en

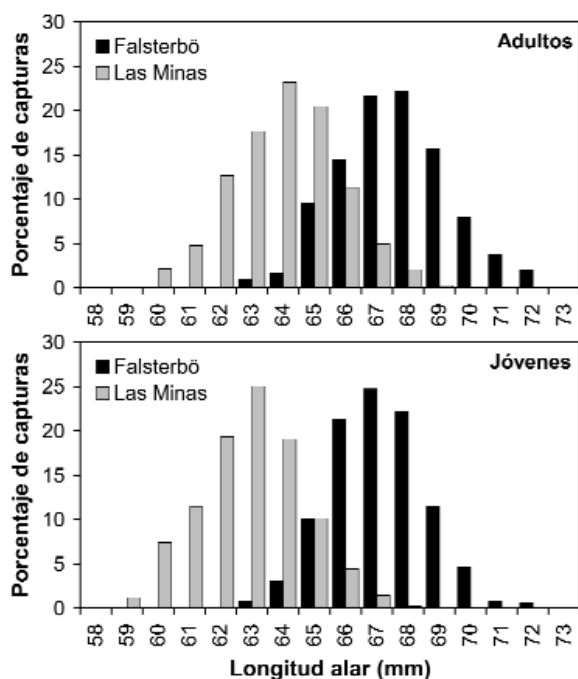


Figura 8. Comparación de la distribución de frecuencias de la longitud alar, indicada en porcentaje de capturas, de los adultos y jóvenes de Carricero Común entre la población local del carrizal de Las Minas (centro de España; 1.429 adultos y 403 jóvenes; presente estudio) y la población capturada durante la migración otoñal en Falsterbö (sur de Suecia, 428 adultos y 1.362 jóvenes; Walinder *et al.*, 1988).

la primera quincena de agosto puede producirse por aves en dispersión o migración puesto en esa fecha la migración de los jóvenes ya ha comenzado. Hasta donde sabemos, la fenología de la población reproductora en la península Ibérica no se había descrito y solo existían referencias de la fenología para el conjunto de la especie.

Las fenologías de la población local y la migrante difieren, de manera que las aves locales abandonan el área de estudio antes de que se produzca el máximo de paso de aves migrantes, como ya se había indicado (Evans, 1989; Akriotis, 1998), y llegan a la zona más tarde. Esto posiblemente resulta en una disminución de la competencia entre diferentes poblaciones que usan los mismos hábitats durante los pasos en una especie territorial durante las paradas migratorias (Bibby & Green, 1981). Las distintas especies de sílvidos migradores están ecológicamente separadas en el uso del hábitat, el tiempo de paso y la morfología durante la migración (Howlett *et al.*, 2000), por lo que la separación en la fenología migratoria de

distintas poblaciones de la misma especie se podría explicar de manera similar.

La diferencia fenológica según edades encontrada en las dos poblaciones también se ha descrito en otras localidades (p. ej. Dowsett-Lemaire & Dowsett 1987; Evans, 1989; Ormerod, 1990; García Peiró, 1995; Literák *et al.*, 1995; Akriotis, 1998; Merom *et al.*, 1999). Los jóvenes tardan más en abandonar las áreas de cría (Chernetsov, 1998b; Redfern & Alker, 2002) al realizar movimientos de dispersión para explorar el lugar de nacimiento (Nielsen & Bensch, 1995), parecen migrar con una dirección menos definida que los adultos (Insley & Boswell, 1978), y a menor velocidad (Ellegren, 1993).

Schaub & Jenni (2000a) indican que no está claro qué parte del elevado porcentaje de aves que se encuentran mudando en el sur de Europa se debe a aves en migración o a aves locales. Nuestros resultados indican que muchas aves locales realizan la muda parcial otoñal en el área de estudio (Ginn & Melville, 1983; Hall, 1996; Chernetsov & Mukhin, 2001), aunque en esas fechas también se detecta un elevado porcentaje de aves no locales mudando. Esto indicaría que muchos individuos solapan la muda con la migración (Herremans, 1990; Schaub & Jenni, 2000a, b).

La población reproductora presenta una mayor cantidad de machos que de hembras, a pesar de ser una especie principalmente monógama (Cramp, 1992). Dado que el método de muestreo debería capturar en igual medida ambos sexos, es posible que el sesgo se deba a una menor actividad de las hembras, que estarían incubando, así como a una mayor actividad de los machos que deben defender el territorio. Sin embargo, el método de sexado nos impide conocer en detalle la fenología por sexos. Por otro lado, en especies monógamas la proporción de sexos puede estar sesgada hacia los machos, pues la combinación de diferencias en la dispersión natal, migración, tamaño, inversión de los padres en la reproducción, etc., puede producir una mayor mortalidad en las hembras (Breitwisch, 1989), aunque sería preciso comparar las tasas de supervivencia entre sexos para demostrarlo.

La productividad obtenida en el área de estudio es muy baja teniendo en cuenta el éxito reproductor de la especie (Bibby & Thomas, 1985; Cramp, 1992; Honza *et al.*, 1998), aunque no hay información comparable para España, lo que pue-

de deberse a una rápida dispersión juvenil. Teniendo en cuenta estos datos, la proporción de edades no sería un buen indicador de la productividad, aunque sí puede emplearse para realizar comparaciones entre años.

Los adultos locales retornan al área en un elevado porcentaje (Long, 1975), sin que haya diferencias entre sexos, a diferencia de lo encontrado en otras poblaciones donde regresan más los machos que las hembras (Redfern, 1979; Simms, 1985). También existe cierta fidelidad a las áreas de paso (Cantos, 1992; Cantos & Tellería, 1994).

Hasta donde conocemos, la biometría de las poblaciones reproductoras de la península Ibérica no había sido descrita y existen pocos datos de las poblaciones meridionales de la especie (Cramp, 1992; Merom *et al.*, 1999). La población local es claramente menor en tamaño que la no local y que la extranjera, lo que coincidiría con la existencia de un gradiente latitudinal en el tamaño de la especie (James, 1970), y presentan alas proporcionalmente más cortas. El rango de longitud alar descrito para poblaciones de Suecia (Walinder *et al.*, 1988) es de varios milímetros por encima del encontrado en el centro de España, aunque dado el solapamiento entre poblaciones extremas (figura 8) y el gradiente existente en la longitud alar a lo largo de Europa (figura 9), no es un buen método para separar poblaciones de distinto origen geográfico. Sin embargo, la longitud alar puede ser empleada para identificar al menos parte de los individuos entre locales y migrantes si se conoce la biometría de las aves reproductoras (p. ej. Bibby & Green, 1981; Catry *et al.*, 2004; presente trabajo). Además, podemos afirmar que pasan por la zona poblaciones migrantes de mayor tamaño, pues se observa una clara variación estacional de las diferentes medidas, como ocurre en otras partes de Iberia (Robson *et al.*, 2001; García Peiró, 2003) y de la zona meridional de distribución (Merom *et al.*, 1999), aunque no en el norte de Europa (Chernetsov, 1999).

No es posible emplear el tamaño como método de sexado, a pesar de las diferencias encontradas entre machos y hembras (Cramp, 1992; Chernetsov, 1999), dado el solapamiento que presentan en todas las medidas. La distinta longitud alar según edades, también descrita en otras poblaciones de Carricero Común (Thorne, 1975; Wa-

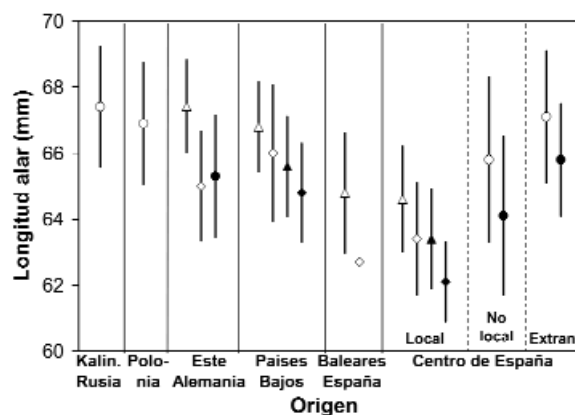


Figura 9. Longitud alar (media y desviación estándar) de las poblaciones reproductoras de Carricero Común en distintos lugares de Europa, diferenciando entre edades (símbolos en blanco: adultos; símbolos en negro: jóvenes) y sexos (círculo: todas las aves; triángulo: machos, rombo: hembras) cuando es posible. Para el centro de España se incluyen también la población no local y la extranjera. Fuentes: Kaliningrado-Rusia: Chernetsov (1999); Polonia, este de Alemania, Países Bajos y Baleares-España: Cramp (1992); centro de España: presente estudio.

linder *et al.*, 1988; Cramp, 1992; Norman, 1997; Merom *et al.*, 1999), puede deberse a un compromiso entre la necesidad de tener alas más largas y apuntadas que favorezcan el vuelo en los viajes migratorios, o alas más cortas y redondeadas que permitan una mayor maniobrabilidad frente a los depredadores (Alatalo *et al.*, 1984; Pérez-Tris & Tellería, 2001).

Durante la migración otoñal el carrizal de Las Minas es un buen lugar de engorde, tanto para los carriceros comunes locales como para los migrantes. Las tasas obtenidas son similares a las de otros lugares de España y norte de África (Bairlein, 1988; Schaub & Jenni, 2000b). De acuerdo con la estrategia migratoria descrita para la especie, los carriceros comunes presentan una baja tasa de engorde en el centro y norte de Europa (Bibby & Green, 1981, 1983; Literák *et al.*, 1995), para incrementarla en el sur de Europa o norte de África, y alcanzar la grasa suficiente para atravesar el desierto del Sahara justo antes de cruzarlo (Bibby & Green, 1981; Schaub & Jenni, 2000a, b). Por ello, la velocidad de migración en el norte de Europa será menor, e irá incrementando a medida que avanza hacia el sur (Ellegren, 1993; Schaub & Jenni, 2000a).

El que la población no local presente la menor tasa de engorde puede deberse a que incluye aves en dispersión que aún no han comenzado a migrar. Además, la diferencia entre la población migrante y la local puede estar influida por el tamaño de las aves, puesto que la tasa de engorde se correlaciona con la longitud alar ($r = 0,34$; $p > 0,001$; $n = 265$). Sería preciso comenzar los muestreos diarios a mediados de julio para poder obtener con más detalle la tasa de engorde de las aves reproductoras, dada la pequeña muestra de la misma obtenida hasta el momento.

Aunque en general, en la población no local los jóvenes engordan más lentamente que los adultos, la tasa de engorde de los jóvenes mudando es menor que la de los jóvenes que no mudan o que la de los adultos independientemente de su estado de muda (figura 7). Esto implicaría que solapar muda y migración conlleva ciertos costes –en este caso, una menor tasa de engorde–, y que dicho solapamiento afecta de distinta manera a jóvenes y adultos. Igualmente, Herremans (1990) encuentra que en septiembre los jóvenes migrantes de Carricero Común que están mudando pesan menos que los que no están mudando, mientras que los adultos no presentan diferencias. Analizando solo jóvenes, Schaub & Jenni (2000a, b, 2001a, b) indican que las aves con muda activa son más ligeras, presentan menores tasas de engorde y de deposición de grasa y sus periodos de estancia son más largos. Los costes del solapamiento entre estas dos actividades ya habían sido indicadas para ésta y otras especies, de manera que durante la migración las aves que ya han acabado la muda acumulan más grasa que las que solapan muda y migración (Merilä, 1997), presentan una mayor tasa de engorde (Schaub & Jenni, 2000b), y se encuentran en mejor condición física (Pérez-Tris *et al.*, 2001). Por ello, la muda parcial activa podría explicar las diferencias en las tasas de engorde entre jóvenes y adultos encontradas entre poblaciones –similar tasa para ambas edades en las aves migrantes y diferente en las locales. Así, en la población migrante el porcentaje de aves desarrollando la muda parcial fue similar en-

tre edades (χ^2 con corrección de Yates = 0,02; $p = 0,901$; tabla 4), mientras que hubo más jóvenes mudando que adultos entre las aves no locales (χ^2 con corrección de Yates = 13,52; $p = 0,002$).

Para concluir, la población reproductora de Carricero Común en la península Ibérica presenta distinta fenología y biometría que la población migrante procedente del centro y norte de Europa. Esto respondería a las diferentes estrategias migratorias desarrolladas por las distintas poblaciones según su origen. Sería preciso estudiar en más detalle las poblaciones reproductoras de Carricero Común en la zona meridional de su área de distribución, tanto para conocerlas en profundidad de cara a su conservación, como para poder diferenciarlas de las poblaciones migrantes.

AGRADECIMIENTOS

El trabajo de campo no se podría haber llevado a cabo sin la inestimable ayuda de los anilladores del Grupo Ornitológico Monticola, así como de otras personas que colaboraron en las jornadas de anillamiento. El Ayuntamiento de San Martín de la Vega, el Parque Regional del Sureste de Madrid y la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid facilitaron los permisos necesarios para poder desarrollar el anillamiento en el carrizal de Las Minas. SEO/BirdLife, la Universidad Autónoma de Madrid e Iberdrola financiaron parte del material de la Estación de Anillamiento. Parte del trabajo de campo fue financiado por Iberdrola en 1996 y por el Parque Regional del Sureste de Madrid (Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid) en 2002. La Oficina de Especies Migratorias (DGCN-MIMAM) facilitó los datos de las recuperaciones de Carricero Común. Los comentarios de Jaime Potti, Javier Pérez-Tris y Javier de la Puente enriquecieron la primera versión de este manuscrito. Durante parte del trabajo la autora disfrutó de una Beca F.P.U. del Ministerio de Educación y Cultura.

BIBLIOGRAFÍA

- AKRIOTIS, T. 1998. Post-breeding migration of Reed and Great Reed Warblers breeding in southeast Greece. *Bird Study*, 45: 344-352.
- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1984. Why do young birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALERSTAM, T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press. Cambridge.
- BAIRLEIN, F. 1988. Herbstlicher durchzug, körporgewichte und fettdeposition von zugvögeln in einem Rastgebiet in Nordalgerien. *Vogelwarte*, 34: 237-248.
- BARRIOCANAL, C.; MONTSERRAT, D. & ROBSON, D. 2002a. Influences of wind flow on stopover decisions: the case of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in the Western Mediterranean. *International Journal of Biometeorology*, 46: 192-196.
- BARRIOCANAL, C.; ROBSON, D. & MONTSERRAT, D. 2002b. Influencia del viento en la migración prenupcial del Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*) en el NE español. *Revista de Anillamiento*, 9-10: 49-52.
- BERTHOLD, P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. *Avian Biology*, 5: 77-128.
- BERTHOLD, P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70: 1-11.
- BIBBY, C. J. 1978. Some breeding statistics of Reed and Sedge Warblers. *Bird Study*, 25: 207-222.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scandinavica*, 12: 1-12.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ringling & Migration*, 4: 175-184.
- BIBBY, C. J. & THOMAS, D. K. 1985. Breeding and diet of the Reed Warbler at a rich and a poor site. *Bird Study*, 32: 19-31.
- BREITWISCH, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology*, 6: 1-50.
- CANTOS, F. 1992. *Migración e invernada de la familia Sylviidae (orden Paseriformes, clase Aves) en la península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- CANTOS, F. J. & TELLERÍA, J. L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula. *Journal of Avian Biology*, 25: 131-134.
- CATRY, P.; ENCARNACÃO, V.; ARAÚJO, A.; FEARON, P.; FEARON, A.; ARMELIN, M. & DELALOYE, P. 2004. Are long-distance migrant passerines faithful to their stopover sites? *Journal of Avian Biology*, 35: 170-181.
- CHERNETSOV, N. 1998a. Stopover length and weight change in juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in autumn in the Eastern Baltic. *Avian Ecology and Behaviour*, 1: 68-75.
- CHERNETSOV, N. 1998b. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. *Ornis Svecica*, 8: 77-82.
- CHERNETSOV, N. 1999. Timing of spring migration, body condition, and fat score in local and passage populations of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* on the Courish Spit. *Avian Ecology and Behaviour*, 2: 75-88.
- CHERNETSOV, N. & MUKHIN, A. 2001. Possible endogenous basis of juvenile dispersal in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *The Ring*, 23: 173-177.
- CHRISTMAS, S. E.; CHRISTMAS, T. J. & SHERWOOD, G. R. 1978. Reed and Sedge Warbler migration in Yugoslavia. *Ringling & Migration*, 2: 10-14.
- CRAMP, S. (ED.) 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VI. Warblers*. Oxford University Press. Oxford.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A. & SEOANE, J. 1997. Fenología de tres especies de passeriformes palustres en la Estación de Anillamiento de Las Minas (Madrid): el Carricero Común, el Carricero Común y el Carricero Tordal. *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 46-59.

- DOWSETT-LEMAIRE, F. & DOWSETT, R. J. 1987. European Reed and Marsh Warblers in Africa: migration patterns, moult and habitat. *Ostrich*, 58: 65-85.
- DYRCZ, A. 1993. Biometrical differences between sexes in the breeding population of Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ringling & Migration*, 14: 149-151.
- ELLEGREN, H. 1993. Speed migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. *Ornis Scandinavica*, 24: 220-228.
- EVANS, M. R. 1989. Population changes, body mass dynamics and feeding ecology of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* at Llangorse Lake, South Powys. *Ringling & Migration*, 10: 99-107.
- FORMELLA, M. & BUSSE, P. 2002. Directional preferences of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*) on autumn migration at lake Družno (N Poland). *The Ring*, 24: 15-29.
- GAINZARAIN, J. A. 2003. Carricero Común *Acrocephalus scirpaceus*. En: Martí, R. & Del Moral, J. C. (Ed.). *Atlas de las aves reproductoras de España*: 460-461. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y SEO/BirdLife. Madrid.
- GANNES, L. Z. 2002. Mass change pattern of blackcaps refueling during spring migration: evidence for physiological limitations to food assimilation. *Condor*, 104: 231-239.
- GARCÍA PEIRÓ, I. 1995. Patterns of abundance, body-mass dynamics and habitat use of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in two reedbeds of south-eastern Spain. *Ringling & Migration*, 16: 100-108.
- GARCÍA PEIRÓ, I. 2003. Intraspecific variation in the wing shape of the long-distance migrant Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*: effects of age and distance of migration. *Ardeola*, 50: 31-37.
- GINN, H. B. & MELVILLE, D. S. 1983. *Moult in birds*. BTO Guide n.º 19. British Trust for Ornithology. Tring.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1987. Migración postnupcial de carriceros (género *Acrocephalus*) y otros paseriformes típicos de carrizal en el valle de Jaizubia (Guipúzcoa). *Munibe*, 39: 81-94.
- GWINNER, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138: 47-63.
- HALL, S. 1996. The timing of post-juvenile moult and fuel deposition in relation to the onset of autumn migration in Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ornis Svecica*, 6: 89-96.
- HERREMANS, M. 1990. Body-moult and migration overlap in Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration. *Le Gerfaut*, 80: 149-158.
- HONZA, M.; OIEN, I. J.; MOKSNES, A. & ROSKRAFT, E. 1998. Survival of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* clutches in relation to nest position. *Bird Study*, 45: 104-108.
- HOWLETT, P.; JÜTTNER, I. & ORMEROD, S. J. 2000. Migration strategies of sylviid warblers: chance patterns or community dynamics? *Journal of Avian Biology*, 31: 20-30.
- INSLEY, H. & BOSWELL, R. C. 1978. The timing of arrivals of Reed and Sedge Warblers at south coast ringing sites during autumn passage. *Ringling & Migration*, 2: 1-9.
- JAMES, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51: 365-390.
- JENNI, L. & JENNI-EIERMANN, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1989. The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study*, 36: 1-15.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. Londres.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 64: 246-255.
- KETERSSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 1: 357-402.
- KJELLÉN, N. 1994. Moult in relation to migration in birds - a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-4.
- KORNER-NIEVERGELT, F.; LIECHTI, F. & BRUDERER, B. 2002. How does age and body condition affect migratory restlessness and orientation in Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*? *Ardeola*, 49: 29-37.

- LINDSTRÖM, Å. 1995. Stopover ecology of migrating birds: some unsolved questions. *Israel Journal of Zoology*, 41: 407-416.
- LINDSTRÖM, Å.; DAAN, S. & VISSER, G. H. 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with Bluethroats. *Animal Behaviour*, 48: 1173-1181.
- LITERÁK, I.; HONZA, M. & PAVELKA, K. 1995. Postbreeding migration of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in the northeastern part of the Czech Republic. *Vogelwarte*, 38: 100-105.
- LONG, R. 1975. Mortality of Reed Warblers in Jersey. *Ringling & Migration*, 1: 28-32.
- MERILÄ, J. 1997. Fat reserves and moult-migration overlap in Goldcrests *Regulus regulus* - A trade off? *Annales Zoologici Fennici*, 34: 229-234.
- MEROM, K.; MCCLEERY, R. & YOM-TOV, Y. 1999. Age-related changes in wing-length and body mass in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Clamorous Reed Warbler *A. stentoreus*. *Bird Study*, 46: 249-255.
- NIELSEN, B. & BENSCH, S. 1995. Post-fledging movements of juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus*. *Ornis Svecica*, 5: 125-131.
- NORMAN, S. C. 1997. Juvenile wing shape, wing moult and weight in the family *Sylviidae*. *Ibis*, 139: 617-630.
- O'HARA, P. D.; LANK, D. B. & DELGADO, F. S. 2002. Is the timing of moult altered by migration? Evidence from a comparison of age and residency classes of western Sandpipers *Calidris mauri* in Panama. *Ardea*, 90: 61-70.
- ORMEROD, S. J. 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus* Warblers in a South Wales reedswamp. *Ringling & Migration*, 11: 1-11.
- PARACUELLOS, M. 1996. Dinámica anual de la comunidad de passeriformes en carrizales costeros del sudeste ibérico. *Doñana Acta Vertebrata*, 23: 33-44.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoologici Fennici*, 38: 139-148.
- REDFERN, C. & ALKER, P. 2002. Eurasian Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. En: Wernham, C. V.; Toms, M. P.; Marchant, J. H.; Clark, J. A.; Siriwardena, G. M. & Baillie, S. R. (Ed.). *The Migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*. 548-551. T & A D Poyser. Londres.
- REDFERN, C. P. F. 1979. Survival in relation to sex in Reed Warbler population. *Wicken Fen Group Report*, 10: 34-38.
- ROBSON, D.; BARRIOCANAL, C.; GARCÍA, O. & VILLENA, O. 2001. The spring stopover of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in northeast Spain. *Ringling & Migration*, 20: 233-238.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000a. Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal für Ornithologie*, 141: 441-460.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000b. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, 122: 306-317.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2001a. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds. *Functional Ecology*, 15: 584-594.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2001b. Stopover durations of three Warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 128: 217-227.

- SCHULZE-HAGEN, K. 1997. Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. En: Hagemeijer, W. J. M. & Blair, M. J. (Ed.). *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*: 574-575. T & A D Poyser. Londres.
- SCHWILCH, R. & JENNI, L. 2001. Low initial refueling rate at stopover sites: a methodological effect? *Auk*, 118 : 698-703.
- SENAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SIMMS, E. 1985. *British Warblers*. Mellanby. Londres.
- SPINA, F.; MASSI, A. & MONTEMAGGIORI, A. 1994. Back from Africa: who's running ahead? Differential migration of sex and age in Palearctic-African spring migrants. *Ostrich* 65: 137-150.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO/BirdLife. Madrid.
- THORNE, C. J. R. 1975. Wing length of Reed Warblers. *Wicken Fen Group Report*, 7: 10-13.
- TROCIŃSKA, A.; LEIVITS, A.; NITECKI, C. & SHYDLOVSKY, I. 2001. Field studies of directional preferences of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*) on autumn migration along the eastern and southern coast of the Baltic Sea and in western part of Ukraine. *The Ring*, 23: 109-117.
- WALINDER, G.; KARLSSON, L. & PERSSON, K. 1988. A new method for separating Marsh Warblers *Acrocephalus palustris* from Reed Warblers *A. scirpaceus*. *Ringling & Migration*, 9: 55-62.



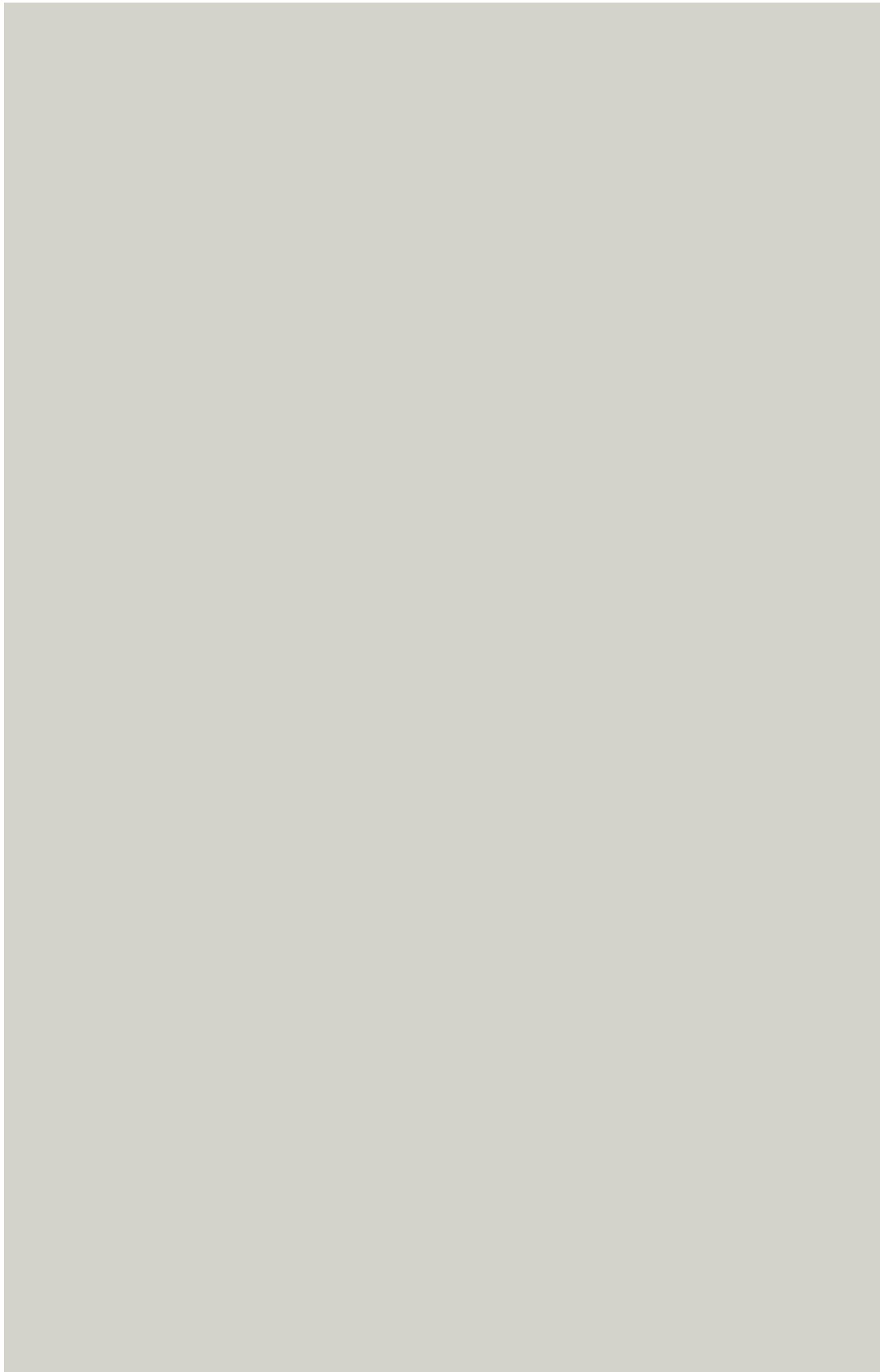
Fenología, biometría y parámetros demográficos del Carricero Tordal (*Acrocephalus scirpaceus*) en el centro de España

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A. & De la Puente, J. Phenology, biometrics and demographic parameters of the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in central Spain. *Ardeola* (aceptado condicionalmente).

RESUMEN

Se analiza la fenología migratoria, reproductiva y de muda del Carricero Tordal (*Acrocephalus arundinaceus*) en el centro de España, a partir de los datos obtenidos en una estación de anillamiento de esfuerzo constante entre 1995 y 2002. También se estudian la biometría, proporción de sexos, productividad y tasa de retorno de la población local reproductora, y la tasa de engorde durante la migración otoñal. En primavera, la migración tiene lugar desde abril hasta mediados de mayo. La reproducción se desarrolla principalmente desde mayo hasta mediados de julio. La migración otoñal de los adultos comienza a mitad de julio y las últimas aves abandonan el área a principios de septiembre, mientras que los jóvenes migran desde agosto hasta principios de octubre. Tanto adultos como jóvenes desarrollan una muda parcial antes de la migración otoñal, aunque se capturan algunas aves (sobre el 3% incluyendo aves locales) mudando primarias y realizando (algunas terminando) una muda completa. La biometría de la población local es similar a la indicada para otras poblaciones. Los adultos tienen alas más largas que los juveniles, pero similar tamaño estructural. Tanto en adultos como en jóvenes, los machos son más grandes que las hembras en medidas de plumaje y esqueléticas. La proporción de sexos es de 0,6 machos por hembra, y la productividad, calculada como el número de jóvenes locales dividido del número de adultos locales, es sólo 0,2. La tasa de retorno de los adultos es 24,8%, y la de los jóvenes 14,3%. Durante el otoño, las aves que están en el carrizal no parecen engordar. El escaso número de capturas en los periodos migratorios, los bajos niveles de grasa en primavera, y la falta de aves recapturadas en el extranjero apuntarían a que la mayoría de las aves capturadas en el carrizal de Las Minas pertenecerían a la población local o a otras poblaciones ibéricas.





Phenology, biometrics, and demographic parameters of the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in central Spain

Ana Bermejo & Javier de la Puente

Ardeola (aceptado condicionalmente)

SUMMARY

Timing of migration, breeding and moulting of Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) were recorded in central Spain using data obtained between 1995 and 2002 in a constant effort ringing station. Biometrics, population sex ratio, productivity and return rate of the breeding population, and fattening rate in autumn were also studied. Spring migration took place from early April to mid-May. Reproduction extended mainly from May to mid-July. The autumn adult migration started in mid-July and last birds left in early September, while juveniles migrated from August to early October. Both adults and juveniles underwent a partial moult before migration, but some birds (over 3%, and including local birds) were also moulting primaries in a complete moult (some of them finishing the moult). Body size was similar to those recorded in other populations. Adults had longer wings than juveniles, but their structural size was similar. In both adults and juveniles, males were larger than females in both plumage and skeletal measures. Sex ratio was 0.6 males per female and productivity, defined as the ratio between local juveniles and local adults, reached only 0.2. Adult return rate was 24.8%, and juvenile one was 14.3%. Birds seemed not to get fat in autumn in the study area. The small number of captures in passage periods, the low fat levels of birds in spring and the absence of foreign recoveries point that the majority of the birds would belong to the local or other Iberian populations.

RESUMEN

Fenología, biometría y parámetros demográficos del Carricero Tordal (Acrocephalus arundinaceus) en España central. Se analiza la fenología migratoria, reproductiva y de muda del Carricero Tordal (*Acrocephalus arundinaceus*) en el centro de España, a partir de los datos obtenidos en una estación de anillamiento de esfuerzo constante entre 1995 y 2002. También se estudian la biometría, proporción de sexos, productividad y tasa de retorno de la población local reproductora, y la tasa de engorde durante la migración otoñal. En primavera, la migración tiene lugar desde abril hasta mediados de mayo. La reproducción se desarrolla principalmente desde mayo hasta mediados de julio. La migración otoñal de los adultos comienza a mitad de julio y las últimas aves abandonan el área a principios de septiembre, mientras que los jóvenes migran desde agosto hasta principios de octubre. Tanto adultos como jóvenes desarrollan una muda parcial antes de la migración otoñal, aunque se capturan algunas aves (sobre el 3% incluyendo aves locales) mudando primarias y realizando (algunas terminando) una muda completa. La biometría de la población local es similar a la indicada para otras poblaciones. Los adultos tienen alas más largas que los juveniles, pero similar tamaño estructural. Tanto en adultos como en jóvenes, los machos son más grandes que las hembras en medidas de plumaje y esqueléticas. La proporción de sexos es de 0,6 machos por hembra, y la productividad, calculada como el número de jóvenes locales dividido del número de adultos locales, es sólo 0,2. La tasa de retorno de los adultos es 24,8%, y la de los jóvenes 14,3%. Durante el otoño, las aves que están en el carrizal no parecen engordar. El escaso número de capturas en los periodos migratorios, los bajos niveles de grasa en primavera, y la falta de aves recapturadas en el extranjero apuntarían a que la mayoría de las aves capturadas en el carrizal de Las Minas pertenecerían a la población local o a otras poblaciones ibéricas.

INTRODUCTION

Phenology, biometrics and population structure are basic data in the biology of a bird species. The different phases of the life cycle (reproduction, migration and moult), especially those more energy-demanding, have to be perfectly synchronized to secure the birds' survival and/or breeding success (Jenni & Winkler, 1994; Kjellén, 1994; Gwinner, 1996; Pérez-Tris *et al.*, 2001). The life cycle strategy depends on the species, as well as on an individual's age and/or sex, and hence the strategies of migration and moult have to be studied in relation to those features. Biometrics may be an useful method for sexing some monochromatic species (e.g. Sweeney & Tatner, 1996; Madsen, 1997), as well as for classifying different populations within the same species (e.g. Pérez-Tris *et al.*, 1999, 2000; Tellería & Carbonell, 1999). Sex ratio, productivity, and return

rate are also important parameters of the biology of a population.

The Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) is a trans-Saharan migrant, which inhabits middle latitudes in the western and central Palearctic (Schulze-Hagen, 1997). Its distribution in the Iberian Peninsula is discontinuous, depending on the availability of suitable habitat for breeding (Belamendia, 2003). There have been a few studies about the phenology of this species in Spain (De la Puente *et al.*, 1997a; Seoane *et al.*, 2000), and some information is also available from community studies (e.g. Torres *et al.*, 1983; Paracuellos, 1996; García Peiró & Esteve, 2001). Using data obtained in a constant ringing station in central Spain, our aims were: (1) to know the timing of migration, breeding, and moulting; (2) to characterise the local breeding population (biometrics, sex-ratio, age-ratio, and return rate); and (3) to highlight more

about the autumn migration and stopover of the species.

MATERIALS AND METHODS

Field work

The study was conducted at Las Minas Ringing Station (San Martín de la Vega, Madrid, 40.13 N 6.32 W). This area is a reedbed of *Phragmites australis* along the Jarama river, with reedmace (*Typha domingensis*), and some willows (*Salix alba*), poplars (*Populus alba*), and rushes (*Juncus* spp.). Birds were mist-netted once a week between April 1995 and December 2002, within a constant effort site station. A total mist-net length of 132–144 m, depending on year, placed in standard straight lines, was operated for six hours from dawn. To investigate with more detail the postbreeding migration, we applied a daily trapping effort for September in 2000, from 16th August to 30th September in 2001, and from 16th August to 15th October in 2002, using besides an extra mist-net length of 84 m, and the whole nets were operating six hours from dawn and four hours before nightfall.

All trapped birds were ringed and classified as juveniles (born in the current year) or adults (born at less in the preceding year), taking into account the wear of the plumage (Svensson, 1996), and the iris colour (Cramp, 1992). Sex was determined, when possible, using the presence of incubation patch in adult females or the cloacal protuberance in adult males (Svensson, 1996). The development of the incubation patch was classified into a four-level scale (0 without patch, 1 starting patch, 2 totally developed patch, 3 remnant of patch), but we did not consider the level 1 to draw its time course due to the small number of females into this level. Juveniles could not be sexed in hand in their first year of life, but some of them were sexed in the following years when they were recaptured as adults.

Birds were measured following Svensson (1996): wing length was recorded as the maximum cord with 0.5-mm precision; eight primary length numbered descendly with a 0.5-mm precision pin ruler; tarsus length was measured with a calliper to the nearest 0.1 mm following the “bent” method; and body mass was recorded with a preci-

sion of 0.1 g. Fat deposits were visually estimated according to a 9-score scale (Kaiser, 1993). Body moult was recorded distinguishing between birds moulting some body feathers and non-moulting birds. Flight-feather moult was also recorded when present.

Phenology

Timing of migration, breeding and moulting of the species in the study area were described taking into account the changes in: (1) number of captures, (2) presence of females having incubation patch, (3) body masses, (4) subcutaneous fat scores, and (5) body moult. We considered only the first five years to draw the phenology of the species in the study area as frequencies of capture differed in the last three study years due to the autumn ringing campaign. As mist-net length was very similar along the study period we did not correct for differences in capture effort. The timing of breeding and the number of clutches were inferred by taking into account the time course of the presence of females having incubation patch. The migration period was ascertained by considering the changes in body mass (excluding gravid females due to the additional weight of the egg, in average 3.15 g; Cramp, 1992) and subcutaneous fat level, because fat is the main energetic reserve that birds use during migration (Berthold, 1975; Jenni & Jenni-Eiermann, 1998). The timing of moulting was ascertained by taking into account the presence of active body moult in birds.

We assigned to the local breeding population: (1) birds captured within the exclusive breeding period (from 16th May to 30th June), (2) females having a well developed incubation patch, (3) males having well developed cloacal protuberance, and (4) juveniles captured before 31st July. The rest of the birds were considered together in a group of non-local birds (that probably also included some local birds).

Biometrics

As indices of Great Reed Warbler body size we compared wing length, eight primary length and tarsus length between sexes and ages, using only the first capture of each individual to avoid pseudoreplication. We considered all years together because there were no differences in measure-

ments among years (all analysis $p > 0.121$), and including year as a factor would drastically reduce the sample. Due to the small sample size of sexed juveniles, we compared the biometrics between sexes separately for adults and juveniles. To compare biometrics between adults and juveniles we took into account the whole sample of juveniles (which included sexed and unsexed birds), and the same number of females (randomly selected) than males in the adult sample, avoiding biasing the analysis due to the adult sex-ratio; we assumed that the juvenile sex-ratio was similar to 1:1. As there were negative correlations between plumage traits and capture date in adults (wing length: $r_s = -0.354$, $p < 0.001$, $n = 483$; eight primary length: $r_s = -0.394$, $p < 0.001$, $n = 485$), we analysed the differences between sexes using ANCOVA, with capture date as a covariate. Juveniles did not show such a correlation for plumage traits (wing length: $r_s = -0.015$, $p = 0.894$, $n = 82$; eight primary length: $r_s = -0.096$, $p = 0.388$, $n = 83$). Tarsus length was unrelated to date of capture in both adults ($r_s = -0.068$, $p = 0.148$, $n = 450$) and juveniles ($r_s = 0.170$, $p = 0.148$, $n = 74$). To analyse the differences in wing morphology independently of the bird size, we used ANCOVA with tarsus length (a structural measurement of the bird; Senar & Pascual, 1997) and capture date as covariates and wing length as the dependent variable.

Demographic parameters

The sex ratio of the adult breeding population was calculated as the number of local males divided by that of local females. Productivity was calculated as the ratio between the local juveniles and the local adults. Variation among years in sex ratio and productivity was tested with chi-square analyses. We took into account the first capture of a bird each year to obtain the structure of the population each breeding period, whether or not birds were the same among years. The return rate of the local population was calculated as the percentage of birds that were recovered one or more years after ringing in relation to the whole local population.

Fattening rate

The fattening rate was calculated as the difference in body mass between the first and last capture during the autumn passage campaigns, di-

vided by the number of days elapsed between both dates. Unfortunately, the sample size for the local population was very small ($n = 2$), precluding comparisons between local and non-local birds. Comparisons were made between adults and juveniles within non-local birds; the year was not considered as a factor because it would reduce drastically the sample size. As we found an increase of body mass with hour of capture ($b = 0.21$, $p = 0.021$, $n = 42$), we corrected body mass to that expected at 12.00 h by using the b coefficient of the above regression and we recalculated the fattening rate.

RESULTS

A total of 1402 captures of Great Reed Warbler were made, including 823 different birds (598 adults, 214 juveniles, and 11 non-aged birds). 45.7% of the captured birds were considered as belonging to the local population (107 adult males, 167 adult females, 81 juveniles, and 21 birds having indeterminate age or sex). None foreign bird was captured, and none bird ringed in the study area was recovery out of Spain.

Phenology

The first Great Reed Warblers arrived to the study area in early April (mean of first capture dates in eight years: 10th Apr \pm 7.2 days; figure 1), and first local birds were also detected at that time: 8 local birds (4 males and 2 non-sexed birds; 2.1% of the local population) were trapped in the first two-week period of April, and 20 birds (12 males, 6 females, and 2 unsexed individuals; 5.3% of the local population) arrived to the breeding area in the second two-week period of April. The first females showing incubation patch were captured in early or mid-May (16th May \pm 12.3 d), and the last ones in July (9th Jul \pm 9.6 d), the maximum percentage of females with totally developed incubation patch being in the first two-week period of June (figure 2). First fledglings were detected in the second two-week period of June or early July (4th June \pm 9.7 d; figure 1). Last adult birds left in early September (13th Sep \pm 12.4 d), two weeks before than juveniles, which left in late September or even in early October (26th Sep \pm 7.9 d). There was only one capture of an adult in Oc-

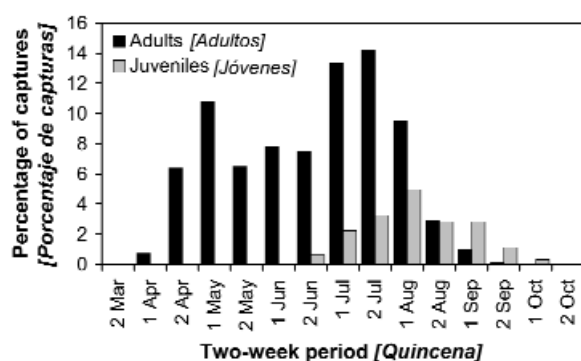


Figure 1. Time course of adults and juveniles of Great Reed Warblers in central Spain (all years pooled). [*Fenología de adultos y jóvenes de Carricero Tordal en el centro de España (todos los años agrupados).*]

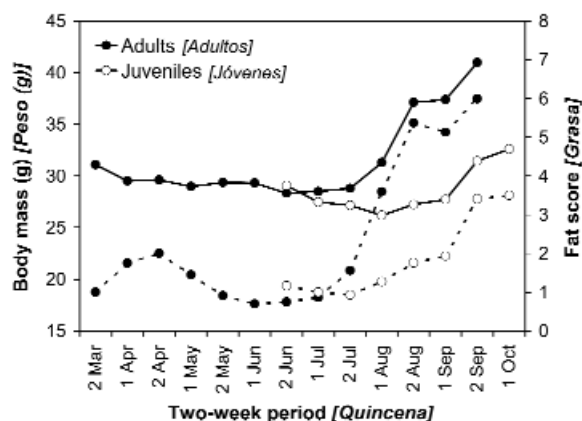


Figure 3. Changes in mean body mass (full line) and mean fat scores (broken line) of juvenile and adult Great Reed Warblers in central Spain. [*Evolución de la media del peso (línea continua) y la grasa (línea discontinua) de los jóvenes y adultos de Carricero Tordal en el centro de España.*]

tober, which was a female undergoing complete moult. The local population stayed in the area at least until September, as corroborated by eight local birds (5 adult females and 3 juveniles; 2.1% of the local population). There was a case of a wintering bird that was captured twice at 27th January and at 4th February in 1996 (De la Puente *et al.*, 1997b).

In spring, adults increased their fat level, but their body mass was similar to that recorded in the breeding period (figure 3). In this, body mass and fat levels were low and quite constant, except for gravid females, which were in average 3.6 g heavier than non-gravid females ($n = 7$, taking into account the same females in both gra-

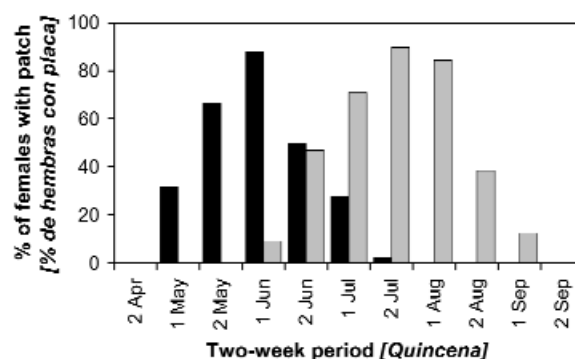


Figure 2. Time course of the number of Great Reed Warbler females with well developed incubation patch (black bars) and remnants of incubation patch (grey bars) in central Spain.

[*Evolución del número de hembras de Carricero Tordal con placa incubatriz desarrollada (barras negras) y en regresión (barras grises) en el centro de España.*]

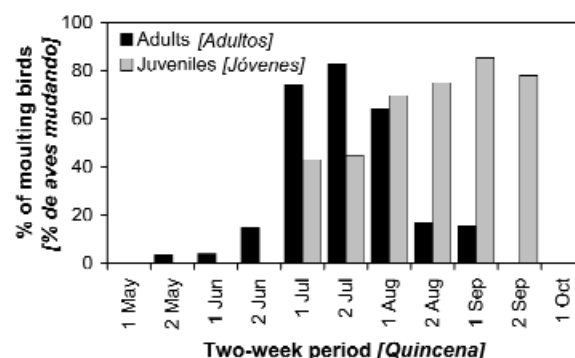


Figure 4. Changes in the percentage of adult (black bars) and juvenile (grey bars) Great Reed Warblers undergoing active body moult in central Spain. [*Evolución del porcentaje de individuos adultos (barras negras) y jóvenes (barras grises) de Carricero Común con muda corporal activa en el centro de España.*]

vid and non-gravid states). In the postbreeding migration, adults started to get fat in late July, and mainly in August, while juveniles did in August, and reached the highest values in late September and early October respectively, but the former got less fat than the latter.

The adult partial postbreeding moult extended from late May to mid-September (figure 4), the majority of birds moulting from early July to mid-August (93%). Partial postjuvenile moult was less concentrated in time, and took place from July to September. Almost 50% of the moulting

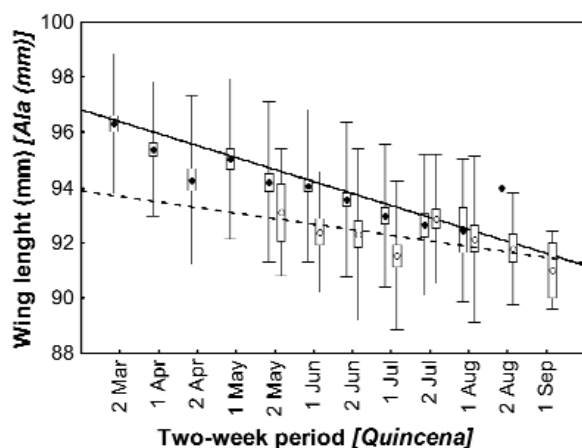


Figure 5. Changes in the mean wing length of juvenile (open dots) and adult (closed dots) Great Reed Warblers in central Spain. Means, standard errors, and standard deviations are shown. Correlations between two-week periods and mean wing length are also included for both juveniles (broken line) and adults (full line). See text for more details about those correlations.

[Evolución de la media de longitud alar de jóvenes (puntos blancos) y adultos (puntos negros) de Carricero Tordal en el centro de España. Se muestran medias, errores estándar, y desviaciones estándar. También se incluyen las correlaciones entre quincena y media de longitud alar, tanto para jóvenes (línea discontinua) como para adultos (línea continua). Véase el texto para más detalles sobre estas correlaciones.]

birds belonged to the local population (adults: 41.3%, $n = 196$; juveniles: 53.9%, $n = 76$). Between late July and early October, a small part of the birds were moulting primaries in the study site (adults: 3.4%, $n = 353$; juveniles: 1.2%, $n = 165$), a half of both adults and juveniles belonging to the local population. 8 out of 12 adults were females (66.7%), and the rest were unsexed birds (33.3%). Two birds (one adult and one juvenile) were finishing a complete moult.

Biometrics of the local population

Adults had longer wings than juveniles, while their structural size (as measured by tarsus length) was similar (table 1). Males were larger than females in plumage traits and in skeletal measures for both adults and juveniles, despite the small sample size of the latter. Taking into account the bird size, adults had proportionately longer wings than

juveniles (ANCOVA: wing length: $F_{1,275} = 5.94$, $p = 0.015$; covariates (tarsus and date): $F_{2,275} = 50.27$, $p < 0.001$). Adult males had longer wings than adult females (ANCOVA: wing length: $F_{1,256} = 65.65$, $p < 0.001$; covariates (tarsus and date): $F_{2,256} = 8.01$, $p < 0.001$), while in juveniles there was no difference in relation to sex (ANCOVA: wing length: $F_{1,5} = 0.23$, $p = 0.651$; covariate tarsus: $F_{1,5} = 2.33$, $p = 0.187$), probably due to the small sample size.

We observed a decrease in the mean wing length of adults along time (figure 5; $r_s = -0.354$, $p < 0.001$, $n = 483$). As this effect could be due to variation in sex ratio along time (something we did not know due to the sexing method), to analyse if wing length decreased with time in relation to sex we took into account recaptured birds. We compared the wing length of some adults between the first capture and second capture (always more than 30 days after the first capture) using a Repeated Measures ANOVA, showing that the effect of the time was significant (Time: $F_{1,23} = 26.23$, $p < 0.001$) and it was similar in both sexes (Time x Sex: $F_{1,23} = 0.54$, $p = 0.472$). On average, wing length decreased at a rate of 0.021 mm/day ($n = 29$).

Demographic parameters of the local population

The mean sex ratio of the adult breeding population was 0.6 males per female (range: 0.4-0.8), so there was a significantly higher abundance of females ($\chi^2_1 = 8.38$, $p = 0.003$), with no differences among years ($\chi^2_7 = 11.84$, $p = 0.106$). The mean productivity of the local population was 0.2 juveniles per adult (range: 0.1-0.2), with no significant differences along the study period ($\chi^2_7 = 13.00$, $p = 0.072$). The return rate of the breeding population was similar for both males (28.0%) and females (23.3%; $\chi^2 = 0.77$, $p = 0.382$). Nevertheless, local adults showed a higher return rate than local juveniles (adults: 24.8%; juveniles: 14.3%; $\chi^2 = 4.16$, $p = 0.042$).

Fattening rate in autumn migration

Although body mass in autumn showed an overall increase (figure 3), the body masses of recaptured non-local birds did not increase in their stay (mean = -0.08 ± 0.99 g d⁻¹; $n = 16$). There were no differences between ages (adults: 0.11 ± 0.26 g d⁻¹, $n = 3$; juveniles: -0.13 ± 1.10 g d⁻¹, n

Age [Edad]	Sex [Sexo]	Wing (mm) [Ala (mm)]			Eight primary (mm) [Octava primaria (mm)]			Tarsus (mm) [Tarso (mm)]		
		Mean±SD [Media±DE]	n	Range [Rango]	Mean±SD [Media±DE]	n	Range [Rango]	Mean±SD [Media±DE]	n	Range [Rango]
Adult [Adulto]	All [Todos]	94.4±3.0	214	88.0-101.0	72.1±2.5	214	66.0-78.5	28.34±0.95	211	25.70-30.81
	Male [Machos]	96.3±2.2	107	91.0-101.0	73.6±2.0	107	68.0-78.5	28.83±0.83	104	26.80-30.81
	Female [Hembras]	92.7±2.4	160	88.0-101.0	70.5±2.0	159	66.0-77.5	27.79±0.84	156	25.70-30.20
Juvenile [Joven]	All [Todos]	92.4±2.7	77	87.0-99.0	70.0±2.5	78	64.0-76.0	28.20±1.03	69	25.62-30.24
	Male [Machos]	94.0±1.0	3	93.0-95.0	70.7±1.5	3	69.0-72.0	29.92±0.45	2	29.60-30.24
	Female [Hembras]	90.4±1.6	8	88.0-92.0	67.7±1.5	8	64.5-69.0	27.44±1.03	6	26.00-28.81

ANOVA/ANCOVA results [Resultados del ANOVA/ANCOVA]

		Wing (mm)			Eight primary (mm)			Tarsus (mm)		
		F	df	p	F	df	p	F	df	p
Age [Edad]	Effect [Efecto]	5.77	288	0.017	9.13	289	0.003	1.00	278	0.318
	Date (cov.) [Fecha cov.]	24.87	288	<0.001	30.85	289	<0.001			
Sex in ad. [Sexo en ad.]	Effect [Efecto]	129.24	264	<0.001	129.48	263	<0.001	97.25	258	<0.001
	Date (cov.) [Fecha cov.]	10.45	264	0.001	12.61	263	<0.001			
Sex in juv. [Sexo en jóv.]	Effect [Efecto]	12.98	9	0.006	8.88	9	0.015	10.06	6	0.019

Table 1. Biometrics of the breeding population of Great Reed Warbler in central Spain, and results of comparisons in relation to age and sex (see text for more details).**[Biometría de la población reproductora de Carricero Tordal en el centro de España y resultados de la comparación entre edades y sexos (véase texto para más detalle).]**

= 13; $t_{14} = 0.13$, $p = 0.725$). Using the corrected fattening rate gave similar results (adults: -0.03 ± 0.45 gd^{-1} , $n = 3$; juveniles: -0.29 ± 2.08 gd^{-1} , $n = 13$; $t_{14} = 0.04$, $p = 0.839$).

DISCUSSION

The Great Reed Warbler was a common breeding species in Las Minas reedbed, staying in the study area from April to early October. The time course of females showing incubation patch suggests that this species only rears one clutch per year (Cramp, 1992), as is usual in long-distance migrants,

which have to leave soon their breeding quarters. Exceptionally, some birds winter in the area (De la Puente *et al.*, 1997b) but there are only a few reports of wintering in the Iberian Peninsula (Alba, 1981; Galarza, 2002). The small number of birds captured during migration periods, the low fat levels of birds in spring and the absence of foreign recoveries seem to point that the majority of the birds captured in the study area belong to the local population or, at least, to the Iberian population, although birds from Central-Western Europe also cross Iberia in their migration (Cantos, 1992).

The timing of migration was within the general range for the Iberian Peninsula (Cantos, 1992;

Tellería *et al.*, 1999), and agreed with that obtained using mist nets (Torres *et al.*, 1983; García Peiró & Esteve, 2001), but differed from results of studies using other sampling methods. For instance, Paracuellos (1996) detected the species only from April to July using a census station method. As the Great Reed Warbler uses dense habitats with impaired detectability that may also vary along time due to seasonal and diel changes in singing activity (Capek & Kloubec, 2002), mist-net sampling may be the most appropriate method for this species.

After breeding, both adults and juveniles undergo a partial summer moult in their breeding areas, which affected part of the body feathers. These results agree with the general moulting strategy of the species in Western Europe, which includes a partial summer moult before leaving Europe (Cramp, 1992; Svensson, 1996). The high percentage of local birds that were in active partial moult in the area confirms that the summer moult takes place on the breeding grounds.

We found a small part of the population (below 4%) moulting primaries. In the last decades, there have been more reports of Great Reed Warblers moulting primaries in Europe (Sultana & Gauci, 1976; Martínez, 1984; Boutin & Cherain, 1989; King, 1994; De la Puente & Fernández Mejías, 1996; Maragni & Serra, 1996; Frías, 1997), although all involve few individuals. Spina (1990) found approximately the same proportion of birds moulting primaries in Italy than that found in this study, while Maragna & Pesente (1997) found a higher one (35,7% of the adults). In North-eastern Spain Copete *et al.* (1998) reported 2.8-18.8% of the adults moulting in a five-year study, implying substantial variation among years. Some authors argue that a small part of the population might suspend moult, so that birds would moult only a few inner primaries before autumn migration (Spina, 1990; King, 1994), while others have recorded birds undergoing complete moult in Southern Europe (De la Puente & Fernández Mejías, 1996; Maragna & Pesente, 1997; Copete *et al.*, 1998; present study). King (1994) pointed that birds could moult primaries while migrating but this seems unlikely because overlapping such energy demanding activities would impair migration performance (Pérez-Tris *et al.*, 2001), and flight performance is also impaired due to moult

gaps in the wings (Hedenström, 1999). The case of a female that stayed 53 days in the reedbed while finishing the moult of primaries (which was the latest bird in leaving the area in early October) would indirectly support this. The origin of the moulting birds is rarely known (Maragni & Serra, 1996; Frías, 1997; Maragna & Pesente, 1997; Copete *et al.*, 1998), but this study reveals that half of the birds moulting primary feathers belonged to the local breeding population.

We did not observe a high overlap among breeding, moulting and migration periods, probably because most bird species tend to temporally separate these energy demanding activities (Jenni & Winkler, 1994; Gwinner, 1996).

Age-dependent differences in the timing of autumn migration have been previously described in this species (Petro *et al.*, 1998), the adults migrating earlier than juveniles. This could be related to a higher premigratory fattening rate in adult birds (Woodrey, 2000) as adults are more proficient than young birds when looking for food (Marchetti & Price, 1989; Alerstam & Lindström, 1990).

There is no previous information on the phenology of Great Reed Warbler breeding populations in Iberia. The timing of migration and moult of the local population here studied roughly coincides with those reported for the whole species in the study area. With this in mind, the species phenology –as ascertained in bird surveys where no distinctions among populations are made– could reliably be used to also infer the phenology of breeding populations in the study area and nearby localities.

Body size of Great Reed Warblers fell well within the range of measurements from other European populations (Cramp, 1992), but statistical comparisons were not possible due to the high sample heterogeneity. The decrease in the mean wing length of adults along time was probably due to plumage wear caused by intensive nest activities and foraging (Francis & Wood, 1989). As expected, tarsus length did not decrease. Although their structural size was similar, adults showed proportionately longer wings than juveniles. Age-related differences in wing morphology have been previously explained in passerines by a trade off between performances in the migratory flight and in antipredator defence (Ala-

talo *et al.*, 1984; Pérez-Tris & Tellería, 2001). Although the juvenile sex-ratio was unknown, a bias due a sex-ratio differing from parity, which could lead to such difference, seems unlikely. On the other hand, males were larger than females in both structural and plumage variables, as has been found previously (Dyrzcz, 1986), and males have proportionately longer wings than females. These differences were found in adults as well as in juveniles. Sexual dimorphism in the European population has been explained by males having to defend their territories during the breeding season (Cramp, 1992). This kind of sexual dimorphism is more important in polygynic species, such as the Great Reed Warbler (Dyrzcz, 1977; Cramp, 1992). Sex-related differences in wing length could be due to different sex-related selection pressures, as males must to establish and defend their breeding territories to choosing females (Cramp, 1992). Previous studies have demonstrated that longer wings favour higher migration speeds (Pennycuik, 1989), which lead to an early arrival to the breeding grounds. Early arriving males can occupy a better quality territory, significantly increasing their reproductive success (Bensch & Hasselquist, 1991; Hasselquist, 1998). We were unable to study the phenology of adults in relation to sex, as the sexing method could only be applied in the breeding period. Thus, future studies using other sexing methods are needed to detail the timing of migration of both males and females.

Although our sampling method (mist nets without tape lure or bait) should capture both sexes equally, we observed a high number of females than males, as expected for a polygynic species (Dyrzcz, 1977; Cramp, 1992). There was a male per two females on average, but males have been reported to pair with up to three females (Cramp, 1992). The sex ratio was similar among years, although the proportion of polygynous males can vary markedly from year to year (Cramp, 1992; Leisler & Wink, 2000).

The low productivity seen in all years could be caused by a quick postjuvenile dispersion, implying that the majority of the juveniles could leave the study area in a few days after fledging. Alternatively, Great Reed Warblers could have a low productivity, although this has not been reported (Beier, 1981; Dyrzcz 1981; Petro *et al.*, 1998). If the

low predation rate found for the Iberian Peninsula as a whole (5.3%; De la Puente & Yanes, 1995) also applies to our site, quick juvenile dispersal is more likely to be the cause of the observed low productivity. If this is the case, the age-ratio would not be a good estimator of productivity, although it would retain its utility as an index to compare among years.

The return rate of adults points to a high breeding site fidelity, although lower than in other European sites (Bensch & Hasselquist, 1991; Fischer & Haupt, 1994; Hasselquist, 1995; Hansson *et al.*, 2002). Similar return rates have also been recorded for both sexes elsewhere (Beier, 1981; Hasselquist, 1995; Hansson *et al.*, 2002). Juveniles returned in lower numbers than adults, probably due to both high mortality in their first year (Ketterson & Nolan, 1983; Senar & Copete, 1990) and higher adult site tenacity (Fischer & Haupt, 1994).

Non-local birds did not increase their body mass of while in their autumn stay, but our sample size was small and probably also included some local birds. Nevertheless, it may be interesting to compare some study sites as to the use of the reedbed as fattening areas. In marshlands of western France most birds were gaining weight at about 0.4-0.7 g d⁻¹ (Bibby & Green, 1983) and in northern Spain the fattening rate reached 1 g d⁻¹ in some birds (Grandio & Belzunce, 1987). Taken together, these results suggest that Las Minas reedbed would not be a good fattening area for Great Reed Warblers

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to all ringers and assistants of SEO-Monticola ringing group who have participated in fieldwork at Las Minas Ringing Station over the eight years of this study, specially Javier Seoane. We are grateful to San Martín de la Vega Town Council, Sureste de Madrid Regional Park, and Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid that allowed us to work in Las Minas reedbed and for their help. SEO/BirdLife, Universidad Autónoma de Madrid, and Iberdrola financed part of the equipment of the Ringing Station. The manuscript greatly benefited from comments by J. Potti, and J. L. Copete. Financial support to A.B. was provided by a F.P.U. grant.

REFERENCES

- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1984. Why do young birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALBA, E. 1981. Noticiario Ornitológico. Carricero Tordal *Acrocephalus arundinaceus*. *Ardeola*, 28: 163.
- ALERSTAM, T. & LINDSTRÖM, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. In: Gwinner, E. (Ed.). *Bird migration: the physiology and ecophysiology*: 331-351. Springer-Verlag, Berlin.
- BEIER, J. 1981. *Acrocephalus arundinaceus* and *Acrocephalus scirpaceus* population trends, breeding biology and ecology. *Journal für Ornithologie*, 122: 209-230.
- BELAMENDIA, G. 2003. Carricero Tordal *Acrocephalus arundinaceus*. In: Martí, R. & Del Moral, J. C. (Ed.). *Atlas de las aves reproductoras de España*: 462-463. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & SEO/BirdLife. Madrid.
- BENSCH, S. & HASSELQUIST, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. The effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology*, 60: 857-872.
- BERTHOLD, P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. *Avian Biology*, 5: 77-128.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ringling & Migration*, 4: 175-184.
- BOUTIN, J. & CHERAIN, Y. 1989. The Camargue bird report 1986-87. *Revue de Ecologie*, 44: 165-190.
- CANTOS, F. J. 1992. *Migración e invernada de la familia Sylviidae (orden Paseriformes, clase Aves) en la península Ibérica*. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- CAPEK, M. JR. & KLOUBEC, B. 2002. Seasonal and diel patterns of song output by Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Biologia*, 57: 267-276.
- COPETE, J. L.; BIGAS, D.; MARINE, R. & MARTÍNEZ-VILALTA, A. 1998. Frequency of complete moult in adult and juvenile Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) in Spain. *Journal für Ornithologie*, 139: 421-424.
- CRAMP, S. (Ed.). 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VI. Warblers*. Oxford University Press. Oxford.
- DE LA PUENTE, J. & FERNÁNDEZ MEJÍAS, J. 1996. Captura de un Carricero Tordal *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* realizando una muda completa en el sur de España. *Butlletí GCA*, 13: 41-43.
- DE LA PUENTE, J. & YANES, M. 1995. Tasas de depredación en nido de passeriformes ibéricos nidificantes por encima del suelo. *Ardeola*, 42: 139-146.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A. & SEOANE, J. 1997a. Fenología de tres especies de passeriformes palustres en la Estación de Anillamiento de Las Minas (Madrid): el Carricerín Común, el Carricero Común y el Carricero Tordal. *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 46-59.
- DE LA PUENTE, J.; SEOANE, J. & BERMEJO, A. 1997b. Nueva cita de invernada de Carricero Tordal *Acrocephalus arundinaceus* en Europa. *Apus*, 10: 4-5.
- DYRCZ, A. 1977. Polygamy and breeding success among Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* at Milicz, Poland. *Ibis*, 119: 73-77.
- DYRCZ, A. 1981. Breeding ecology of Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* and Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* at fish ponds in Southwest Poland and lakes in Northwest Switzerland. *Acta Ornithologica*, 18: 307-333.
- DYRCZ, A. 1986. Factors affecting facultative polygyny and breeding results in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal für Ornithologie*, 127: 447-461.
- FISCHER, S. & HAUPT, H. 1994. Settling patterns and movements of East German Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*): an analysis of ringing recoveries of the Hiddensee birdringing station. *Vogelwarte*, 37: 183-189.

- FRANCIS, C. M. & WOOD, D. S. 1989. Effects of age and wear on wing length of Wood-Warblers. *Journal of Field Ornithology*, 60: 495-503.
- FRÍAS, Ó. 1997. Dos carriceros tordales *Acrocephalus arundinaceus* iniciando la muda completa en el centro de España. *Butlletí GCA*, 14: 9-12.
- GALARZA, X. 2002. Noticiario Ornitológico. Carricero Tordal *Acrocephalus arundinaceus*. *Ardeola*, 49: 193.
- GARCÍA PEIRÓ, I. & ESTEVE, M. Á. 2001. *Ecología de los passeriformes del carrizal del Parque Natural del Hondo*. Instituto Alicantino de Cultura Juan Gil-Albert. Alicante.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1987. Migración postnupcial de carriceros (género *Acrocephalus*) y otros passeriformes típicos de carrizal en el valle de Jaizubia (Guipúzcoa). *Munibe*, 39: 81-94.
- GWINNER, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138: 47-63.
- HANSSON, B.; BENSCH, S.; HASSELQUIST, D. & NIELSEN, B. 2002. Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the Great Reed Warbler. *Oecologia*, 130: 536-542.
- HASSELQUIST, D. 1995. Demography and lifetime reproductive success in the polygynous Great Reed Warbler. *Japanese Journal of Ornithology*, 44: 181-194.
- HASSELQUIST, D. 1998. Polygyny in Great Reed Warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology*, 79: 2376-2390.
- HEDENSTRÖM, A. 1999. Aerodynamics of moult in birds: effects of wing gaps on flight performance. In: Adams, N. J. & Slotow, R. H. (Ed.). *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban*: 536-543. BirdLife South Africa. Johannesburg.
- JENNI, L. & JENNI-EIERMANN, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. London.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 64: 246-255.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 3: 357-402.
- KING, J. R. 1994. Initiation of remige moulting by first year Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* in Europe. *Ringling & Migration*, 15: 123-126.
- KJELLÉN, N. 1994. Moult in relation to migration in birds - a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-4.
- LEISLER, B. & WINK, M. 2000. Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (Aves, *Sylviidae*) with different mating systems (*A. palustris*, *A. arundinaceus*, *A. paludicola*). *Ethology, Ecology and Evolution*, 12: 237-249.
- MADSEN, V. 1997. Sex-determination of continental European Robins *Erithacus r. rubecula*. *Bird Study*, 44: 239-244.
- MARAGNA, P. & PESENTE, M. 1997. Complete moult confirmed in a Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population breeding in northern Italy. *Ringling & Migration*, 18: 57-58.
- MARAGNI, A. & SERRA, L. 1996. Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* performing complete remex moult before post-breeding migration. *Avocetta*, 20: 153-154.
- MARCHETTI, K. & PRICE, T. 1989. Differences in the foraging of juvenile and adults birds: the importance of development constraints. *Biological Review*, 64: 51-71.
- MARTÍNEZ, I. 1984. Muda total d'un Balquer *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* al delta de l'Ebre. *Butlletí GCA*, 3: 29-31.
- PARACUELLOS, M. 1996. Dinámica anual de la comunidad de passeriformes en carrizales costeros del sudeste ibérico. *Doñana Acta Vertebrata*, 23: 33-44.
- PENNYCUICK, C. J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press. Oxford.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.

- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoologici Fennici*, 38: 139-148.
- PETRO, R.; LITERÁK, I. & HONZA, M. 1998. Breeding biology and migration of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the Czech Silesia. *Biologia*, 53: 685-694.
- SCHULZE-HAGEN, K. 1997. Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. In: Hagemeijer, W. J. M. & Blair, M. J. (Ed.). *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*: 574-575. T & A D Poyser. London.
- SENAR, J. C. & COPETE, J. L. 1990. Survival and mean life span of the Serin (*Serinus serinus*). *Bird Study*, 37: 40-43.
- SENAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SEOANE, J.; BERMEJO, A. & DE LA PUENTE, J. 2000. Notas sobre la biología de passeriformes palustres en un carrizal del centro de la península Ibérica, II: el Carricero Tordal (*Acrocephalus arundinaceus*). In: Carbonell, R. & Juliá, M. (Ed.). *Actas de las XIII Jornadas Ornitológicas Españolas*: 219-221. SEO/BirdLife. Madrid.
- SPINA, F. 1990. First data on complete summer moult in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in Northern Italy. *Journal für Ornithologie*, 131: 177-178.
- SULTANA, J. & GAUCI, C. 1976. Great Reed Warbler moulting in August. *Il Merill*, 17: 30.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO/BirdLife. Madrid.
- SWEENEY, J. J. & TATNER, P. 1996. Sexing Wrens *Troglodytes troglodytes indigenus* using morphological measurements and discriminant analysis. *Bird Study*, 43: 342-350.
- TELLERÍA, J. L. & CARBONELL, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30: 63-71.
- TELLERÍA, J. L.; ASENSIO, B. & DÍAZ, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J. M. Reyero Editor. Madrid.
- TORRES, J. A.; CÁRDENAS, A. M. & BACH, C. 1983. Estudio de la comunidad de passeriformes de la laguna de Zóñar (Córdoba, España). *Naturalia Hispanica*, 24: 1-37.
- WOODREY, M. S. 2000. Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. *Studies in Avian Biology*, 20: 43-52.



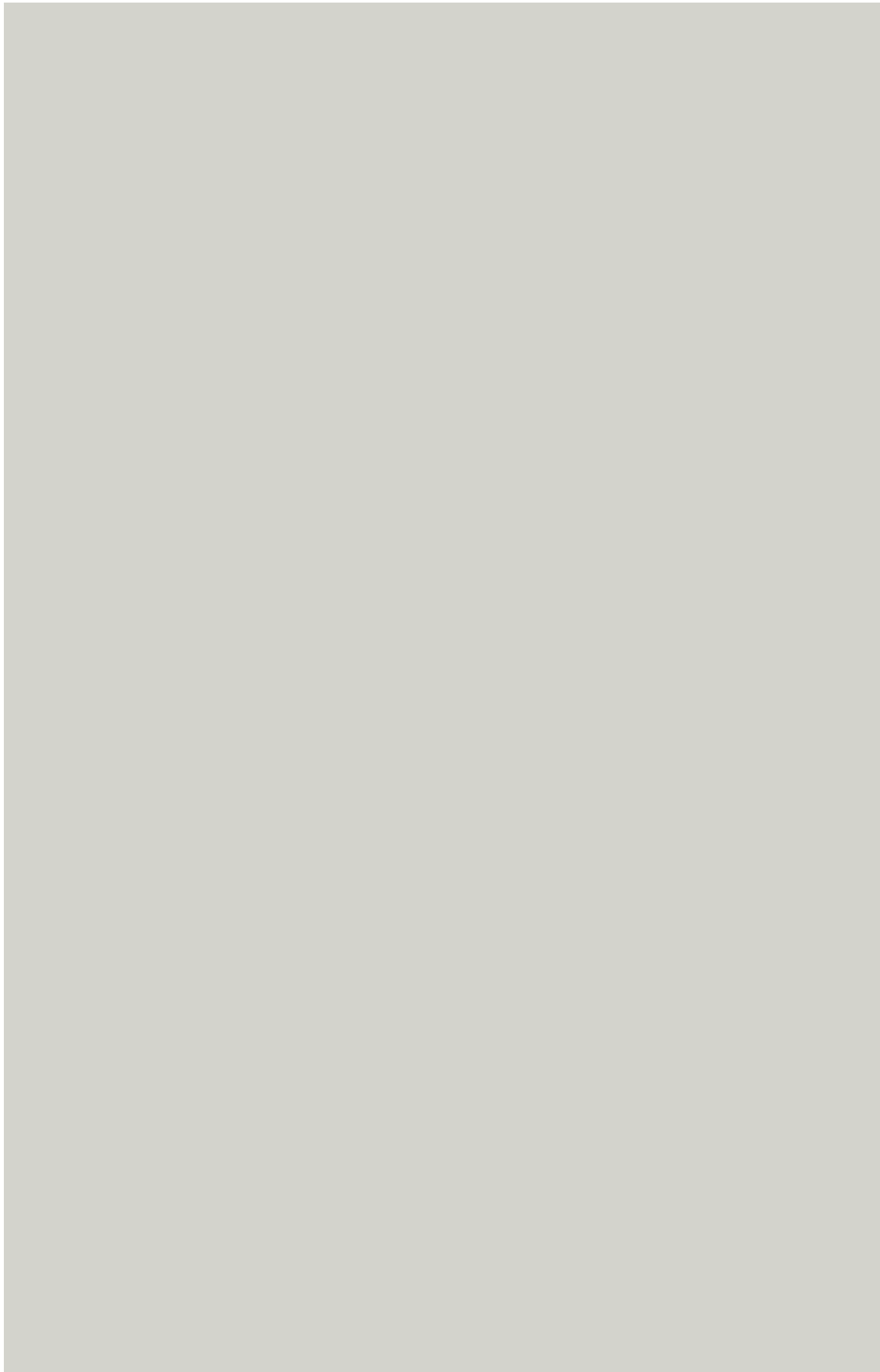
Fenología, biometría y parámetros demográficos del Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) en España central

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A.; De la Puente, J. & Pinilla, J. 2002. Fenología, biometría y parámetros demográficos del Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) en España central. *Ardeola*, 49: 75-86.

RESUMEN

Se analiza la fenología migradora, reproductiva y de muda del Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) en el centro de España, así como la biometría, proporción de sexos, productividad y tasa de retorno de la población reproductora. Los datos se obtuvieron entre los años 1998 y 2000 en dos estaciones de anillamiento de esfuerzo constante. La migración prenupcial, aunque poco patente, se produce entre finales de abril y mediados de mayo; la reproducción abarca desde finales de mayo hasta mitad de julio; y la migración comienza a mediados de julio para los adultos y a finales del mismo mes para los jóvenes. Tanto adultos como jóvenes realizan una muda parcial antes de la migración, entre julio y la primera quincena de agosto, que afecta sólo a plumas del cuerpo, y al menos una parte de la población local realiza esa muda en las áreas de cría. La biometría se corresponde con la indicada para la especie en otras poblaciones. Los machos presentan alas proporcionalmente más largas que las hembras, así como los adultos respecto a los jóvenes, mientras que no se han encontrado diferencias en otras variables. La proporción de sexos es 1,4 y la productividad es 0,3. La tasa de retorno de los adultos es 11,3% y la de los jóvenes 4,8%.





Fenología, biometría y parámetros demográficos del Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) en España central

Ana Bermejo, Javier de la Puente & Jesús Pinilla

Ardeola, 49: 75-86

RESUMEN

Se analiza la fenología migradora, reproductiva y de muda del Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) en el centro de España, así como la biometría, proporción de sexos, productividad y tasa de retorno de la población reproductora. Los datos se obtuvieron entre los años 1998 y 2000 en dos estaciones de anillamiento de esfuerzo constante. La migración prenupcial, aunque poco patente, se produce entre finales de abril y mediados de mayo; la reproducción abarca desde finales de mayo hasta mitad de julio; y la migración comienza a mediados de julio para los adultos y a finales del mismo mes para los jóvenes. Tanto adultos como jóvenes realizan una muda parcial antes de la migración, entre julio y la primera quincena de agosto, que afecta sólo a plumas del cuerpo, y al menos una parte de la población local realiza esa muda en las áreas de cría. La biometría se corresponde con la indicada para la especie en otras poblaciones. Los machos presentan alas proporcionalmente más largas que las hembras, así como los adultos respecto a los jóvenes, mientras que no se han encontrado diferencias en otras variables. La proporción de sexos es 1,4 y la productividad es 0,3. La tasa de retorno de los adultos es 11,3% y la de los jóvenes 4,8%.

SUMMARY

Phenology, biometry, and demographic parameters of Melodious Warblers (Hippolais polyglotta) in central Spain. We have analysed the migration, reproduction and moult phenology of Melodious Warbler (*Hippolais polyglotta*) in Central Spain, as well as biometrics, sex-ratio, productivity and return rate of the breeding population. Data were obtained between 1998 and 2000 in two constant effort ringing stations. Spring migration, though weakly registered, takes place between late April and mid May, breeding between late May and late July, and autumn migration starts by mid July in adults and late July for juveniles. Both adults and juveniles undergo a partial moult before migration, between July and first half of August, in which only body feathers are affected, and at least a part of the local population moult in the breeding area. Biometrics is similar to those recorded for other populations. Males have proportionally larger wings than females, as adults than juveniles do. No other differences in biometrics have been observed. Sex-ratio is 1.4 and productivity reaches only 0.3. Adults return rate is 11.3%, and juvenile one is 4.8%.

INTRODUCCIÓN

Para conocer la biología de un ave es preciso estudiar su fenología y biometría así como algunos aspectos demográficos que permitan caracterizar sus poblaciones. Dentro de la fenología es preciso estudiar cuándo se reproducen, cuándo mudan y cuándo migran. Las diferentes fases del ciclo de un ave deben estar sincronizadas en el tiempo, en especial aquellas energéticamente más costosas (Jenni & Winkler, 1994; Kjellén, 1994; Gwinner, 1996; Pérez-Tris *et al.*, 2001). Cada especie desarrolla una estrategia, que le permita realizar reproducción, muda y migración con el mayor éxito posible, el cual se reflejará en su productividad o tasa de supervivencia. La estrategia empleada en el ciclo de vida varía además con la edad; así, en muchos paseriformes, mientras que los adultos realizan una muda completa tras la reproducción, los jóvenes en su primer año de vida sólo hacen una muda parcial (Svensson, 1996). También dentro de la migración se han observado diferentes estrategias según la edad y el sexo, que se reflejan en una diferente fenología (véase p. ej. Spina *et al.*, 1994; Woodrey, 2000).

Por otro lado, la biometría se ha empleado como una herramienta útil para el datado y sexado de muchas especies monocromáticas (véase p. ej. Dyrce, 1993; Sweeney & Tatner, 1996), así como para la diferenciación de poblaciones dentro de la misma especie (p. ej. Pérez-Tris *et al.*, 1999, 2000; Tellería & Carbonell, 1999). Determi-

nar la estructura poblacional, la productividad y las tasas de retorno, además de ser parámetros básicos de la biología de una población, permite evaluar el estado de la población.

El Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) es un migrador transahariano, cuya área de distribución estival se localiza en el extremo suroccidental del Paleártico (Cramp, 1992). Se reproduce por toda la península Ibérica (Onrubia *et al.*, 1997), donde es considerado abundante, especialmente en sotos ribereños (Tellería *et al.*, 1999). Sin embargo, aún se desconocen aspectos muy básicos de su biología en nuestro país: la fenología, y especialmente la biometría y biología reproductora han sido escasamente estudiadas y siempre en el contexto de estudios avifaunísticos generales (Cramp, 1992; Tellería *et al.*, 1999 y referencias allí citadas). Con objeto de paliar en parte esta carencia de información, hemos estudiado la fenología del Zarcero Común, así como la biometría y algunos de los parámetros demográficos (proporción de sexos, productividad y tasa de retorno) de la población reproductora en el centro de España.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en dos sotos del río Jarama que distan entre sí 20 km (Presa del Rey, Rivas-Vaciamadrid, 40°18' N 3°32' O; Barajas, Madrid, 40°28' N 3°31' O), cuya vegetación está compuesta ma-

yoritariamente por tarajes (*Tamarix gallica*), chopos (*Populus alba* y *P. nigra*), sauces (*Salix alba*) y zarzas (*Rubus* sp.). En estos sotos se desarrollaron campañas de anillamiento con periodicidad semanal entre abril de 1998 y diciembre de 2000. Se emplearon un total de 66 y 96 m lineales de red (5 y 7 redes respectivamente), dispuestos siempre en los mismos lugares durante cinco horas desde el amanecer, siguiendo la metodología de estaciones de esfuerzo constante (Anónimo, 2000).

Las aves capturadas fueron anilladas y su edad fue determinada según diferencias en el desgaste de las plumas (Svensson, 1996). Su sexo se determinó, cuando fue posible, atendiendo a la presencia de placa incubatriz para las hembras y al desarrollo de la protuberancia cloacal para los machos (Svensson, 1996). El desarrollo de la placa incubatriz se registró según una escala de 4 niveles (0 sin placa, 1 inicio, 2 desarrollada, 3 en regresión), aunque en el análisis de su evolución temporal no se tuvo en cuenta el nivel de "inicio de placa", debido al escaso número de hembras capturadas en este estado.

A cada ave se le midió la longitud alar (con precisión de 0,5 mm), según el método de la cuerda máxima (Svensson, 1996), longitud de la octava primaria (P8) numerada descendientemente (precisión 0,5 mm), según el método descrito en Jenni & Winkler (1989), longitud del tarso (precisión 0,1 mm) con los dedos doblados (Svensson, 1996), y el peso (precisión 0,1 g). Los depósitos de grasa acumulada se estimaron visualmente siguiendo la escala descrita en Kaiser (1993). Finalmente se anotó el desarrollo de la muda corporal distinguiendo las aves sin muda de las que estaban mudando alguna pluma del cuerpo.

Se consideraron como pertenecientes a la población local: (a) aquellos individuos capturados dentro del periodo exclusivamente reproductor (entre el 1 y el 30 de junio), (b) las hembras capturadas con placa incubatriz desarrollada, (c) las hembras con placa incubatriz en regresión y los machos con protuberancia cloacal bien desarrollada entre el 15 de mayo y el 15 de julio, (d) las aves juveniles hasta el 31 de julio y (e) las aves anilladas antes del 15 de mayo, pero recapturadas en el mismo lugar tras 20 o más días después de su anillamiento.

Los diferentes aspectos fenológicos de la especie (migración, reproducción y muda) se tra-

taron teniendo en cuenta la evolución, a lo largo de todo el periodo de estudio, (1) del número de capturas, (2) la presencia de placa incubatriz en las hembras, (3) el peso (excluyendo hembras con huevo en el oviducto), (4) la acumulación subcutánea de grasa y (5) el proceso de muda corporal. Analizando las capturas según edades se pueden determinar las fechas de llegada de los primeros individuos, cuándo vuelan los primeros pollos y en qué momento se produce el abandono del área de estudio. La existencia de máximos en el número de capturas puede reflejar una mayor actividad de los individuos que se encuentran en el área o una mayor abundancia de aves debida a la sedimentación de ejemplares en paso migratorio. Mediante el análisis de la grasa y del peso se pueden determinar las fases de migración, ya que la grasa es la principal reserva energética que el ave emplea durante su viaje y gran parte del incremento de peso que sufre se debe a la acumulación de grasa (Berthold, 1975; Jenni & Jenni-Eiermann, 1998). Teniendo en cuenta la evolución del número de hembras con placa incubatriz, se puede corroborar el periodo de reproducción y el número de puestas realizadas.

Para el análisis de la biometría de la población local se utilizaron sólo los datos de la primera captura de cada individuo. Dentro de la población adulta se compararon machos con hembras. Puesto que no es posible sexar a los jóvenes en mano se comparó el conjunto de jóvenes con el de adultos, pero para evitar sesgar la población de adultos hacia un sexo se tomó para este análisis el mismo número de machos que de hembras, seleccionados al azar. Para comparar el peso de los adultos entre la época reproductora y el paso postnupcial, se normalizó mediante la transformación ($-1/\text{peso}$). Con el fin de analizar las diferencias sexuales y entre clases de edad de la morfología alar independientemente del tamaño corporal, se realizó un ANCOVA tomando el tarso (medida del tamaño estructural del ave; Senar & Pascual, 1997) como covariable y el ala como variable dependiente. No se tuvieron en cuenta las diferencias entre localidades y años, ya que considerar estos efectos implicaba una reducción drástica del tamaño muestral. Además la proximidad entre los dos lugares de muestreo permite suponer que se trata de la misma población.

Para cada año y lugar de captura se obtuvo la proporción de sexos de la población local, expresada como el número de machos capturados por cada hembra capturada, y la productividad, expresada como el número de jóvenes por cada adulto capturado. En ambos casos se tuvieron en cuenta las primeras capturas de cada individuo para cada año, con el fin de determinar la estructura de la población local en cada temporada reproductora, independientemente de si los individuos eran o no los mismos entre años. Se hizo un análisis log-lineal para evaluar el efecto del año y del lugar de captura en la proporción de sexos y edades. Por último, definimos la tasa de retorno al área de reproducción tras la invernada en África como el porcentaje de aves controladas al cabo de un año o más después de su primera captura, con respecto al total de aves anilladas.

RESULTADOS

Se capturaron 193 zarceros comunes (107 adultos, 84 jóvenes y 2 indeterminados), de los cuales un total de 92 aves (48%) se consideró perteneciente a la población local (71 adultos y 21 jóvenes).

Fenología y muda corporal

Los primeros ejemplares llegaron al área de estudio entre finales de abril y principios de mayo (tabla 1). A finales de mayo y principios de junio se capturaron las primeras hembras con placa

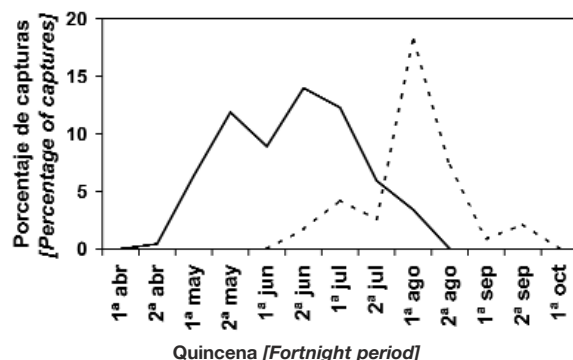


Figura 1. Fenología de adultos (línea continua) y jóvenes (línea discontinua) de Zarcero Común en el centro de España (n = 193).

[Phenology of adults (full line) and juveniles (broken line) of Melodious Warbler in central Spain (n = 193).]

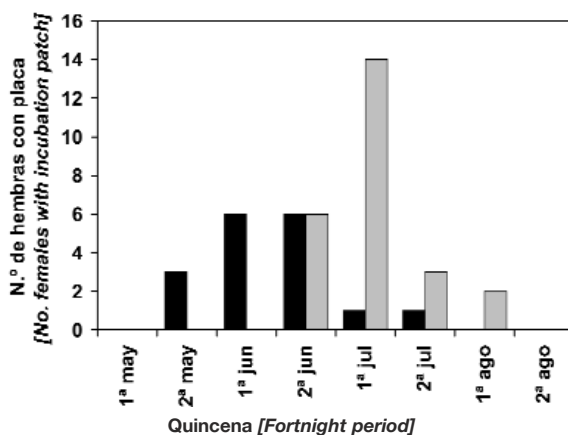


Figura 2. Evolución del número de hembras con placa incubatriz desarrollada (barras negras) y en regresión (barras grises) en el centro de España.

[Number of females having developed incubation patch (black bars) and rest of incubation patch (grey bars) in central Spain.]

Año [Year]	Primeros adultos [First adults]	Primeras hembras con placa [First females with patch]	Últimas hembras con placa [Last females with patch]	Primeros jóvenes [First fledglings]	Últimos adultos [Last adults]	Últimos jóvenes [Last juveniles]
1998	10-may	31-may	21-jun	5-jul	10-ago	20-sep
1999	25-abr	16-may	17-jul	26-jun	8-ago	24-sep
2000	2-may	2-jun	25-jun	25-jun	4-ago	26-ago
Media [Mean]	2-may	26-may	1-jul	28-jun	7-ago	13-sep

Tabla 1. Fechas de primeras y últimas capturas de Zarcero Común según la edad en el centro de España, y de las primeras y últimas hembras con placa incubatriz desarrollada.

[Timetable of first and last captures of Melodious Warblers according to age in central Spain, and first and last females having developed incubation patch.]

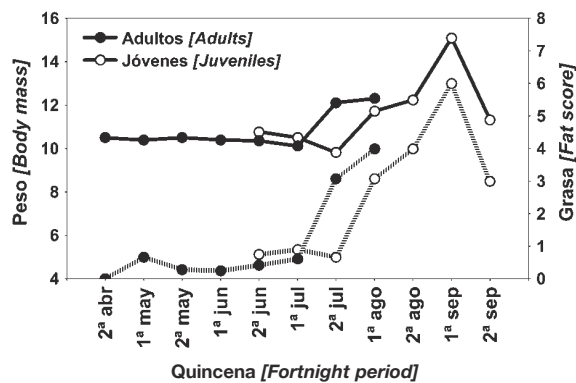


Figura 3. Evolución de la media del peso (línea continua) y la grasa (línea discontinua) de los jóvenes y adultos de Zarcero Común en el centro de España.

[Changes in body mass (full line) and fat scores (broken line) average of juvenile and adult Melodious Warblers in central Spain.]

incubatriz, y a mediados de junio se produjo un descenso en el número de capturas (figura 1). En este mes se detectó además la mayor cantidad de hembras con placa totalmente desarrollada, mientras que las últimas se observan en la segunda quincena de julio (figura 2). Los primeros juveniles se capturaron a finales de junio. Los últimos adultos se capturaron en la primera quincena de agosto, cuando se produjo el máximo índice de captura de jóvenes, que descendió fuertemente en septiembre.

Los adultos acumularon más grasa y pesaron más durante el paso otoñal que en la época de cría (grasa: $U = 77,5$, $p < 0,001$; peso: $F_{1,91} = 50,89$, $p < 0,001$; figura 3). Durante la reproducción, tanto el peso como la grasa se mantuvieron constantes y a niveles mínimos, salvo en el caso de las hembras que llevaban huevos en el oviducto, cuyo peso fue unos 2 g mayor ($n = 3$). Los adultos empezaron a acumular grasa y a aumentar de peso en la segunda quincena de julio, mientras que los jóvenes lo hicieron a partir de finales de julio y principios de agosto.

Se capturaron jóvenes y adultos realizando una muda corporal parcial antes de la migración otoñal, empezando a mudar antes los adultos que los jóvenes (figura 4).

Biometría

Los machos de Zarcero Común presentaron alas y P8 significativamente mayores que las hem-

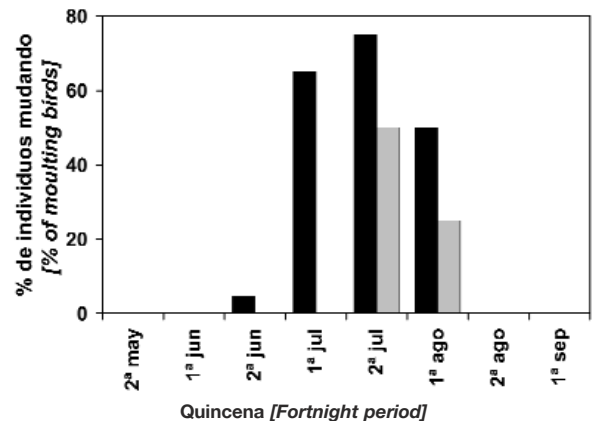


Figura 4. Evolución del porcentaje de individuos adultos (barras negras) y jóvenes (barras grises) de Zarcero Común con muda corporal activa en el centro de España.

[Changes in the percentage of adults (black bars) and juvenile (grey bars) Melodious Warblers undergoing active body moult in central Spain.]

bras, pero no difirieron en la medida de tarso ni de peso. De igual manera, los jóvenes mostraron alas y P8 más cortas que los adultos, pero no mostraron diferencias en las otras medidas consideradas (tabla 2). Teniendo en cuenta la morfología alar controlando el tamaño del ave, se observaron las mismas diferencias (ANCOVA entre sexos: ala: $F_{1,65} = 24,88$, $p < 0,001$, covariable tarso: $F_{1,65} = 0,01$, $p = 0,911$; entre edades: ala: $F_{1,74} = 22,38$, $p < 0,001$, covariable tarso: $F_{1,74} = 2,05$, $p = 0,157$).

Parámetros demográficos

El cociente de sexos de la población local adulta fue de 1,4 machos por cada hembra (rango: 0,9-2,0), indicando una mayor abundancia de machos (aunque no significativamente; test binomial: $p = 0,182$), que no presenta diferencias entre años ni entre localidades (Análisis log-lineal: Localidad x Año x Sexo: $\chi^2_2 = 0,31$, $p = 0,857$; Localidad x Sexo: $\chi^2_1 = 0,08$, $p = 0,780$; Año x Sexo: $\chi^2_2 = 1,36$, $p = 0,506$). La productividad, manteniéndose en torno a 0,3 jóvenes por cada adulto capturado (rango: 0,2-0,4), tampoco mostró diferencias entre años o localidades (Localidad x Año x Edad: $\chi^2_2 = 0,19$, $p = 0,909$; Localidad x Edad: $\chi^2_1 = 0,03$, $p = 0,862$; Año x Edad: $\chi^2_2 = 1,76$, $p = 0,415$).

La tasa de retorno obtenida para la población local fue del 9,8%. Aunque los jóvenes retornaron en menor medida que los adultos, la diferen-

		n	Media±d.e. [Mean±s.d.]	Rango [Range]	Edad [Age]			Sexo adultos [Adult sex]		
					g.l.	F	p	g.l.	F	p
Ala (mm) [Wing length]	Macho adulto [Adult male]	38	67,2±1,5	64,0-70,0						
	Hembra adulta [Adult female]	30	65,4±1,2	63,0-67,0	1, 76	22,14	<0,001	1, 83	27,99	<0,001
	Joven [Juvenile]	18	64,3±1,3	63,0-68,0						
P8 (mm) [Eighth primary length]	Macho adulto [Adult male]	38	51,0±1,7	47,5-54,0						
	Hembra adulta [Adult female]	29	49,5±0,9	47,0-51,0	1, 74	16,87	<0,001	1, 82	16,88	<0,001
	Joven [Juvenile]	18	48,6±1,3	47,0-52,5						
Tarso (mm) [Tarsus length]	Macho adulto [Adult male]	39	20,30±0,59	18,68-21,29						
	Hembra adulta [Adult female]	30	20,02±0,78	18,38-21,55	1, 78	0,15	0,689	1, 86	2,97	0,088
	Joven [Juvenile]	20	20,22±0,68	19,29-21,45						
Peso (g) [Body mass]	Macho adulto [Adult male]	40	10,2±0,5	8,7-11,0						
	Hembra adulta [Adult female]	28	10,4±0,8	9,1-12,3	1, 75	0,11	0,738	1, 86	1,46	0,230
	Joven [Juvenile]	21	10,3±0,7	9,3-11,7						

Tabla 2. Biometría de la población local de Zarcero Común en el centro de España y resultados de los ANOVA según edades y sexos.

[Biometrics of the breeding population of Melodious Warblers in central Spain and ANOVA results according to age and sex.]

cia no fue significativa (jóvenes: 4,8%, adultos: 11,3%; test exacto de Fisher: $p = 0,431$). Tampoco hubo diferencias entre machos y hembras adultos (machos: 12,5%, hembras: 9,7%; $\chi^2_1 = 0,01$, $p = 0,909$).

DISCUSIÓN

La fenología de migración del Zarcero Común en el centro de España coincide con la indicada para la península Ibérica (Cantos, 1992; Tellería *et al.*, 1999) y el conjunto del área de distribución de la especie (Cramp, 1992; Pollo & Bombieri, 2000), con ligeras variaciones según los años. La migración prenupcial se produce desde finales de abril hasta mediados de mayo, pero la evolución de capturas en esa época apunta a que este paso

es prácticamente inapreciable, lo que sugiere que sólo se detectan individuos que crían en la propia localidad. En localidades del sur y de la costa mediterránea la migración prenupcial comienza incluso a finales de marzo, presentando un máximo en mayo (Ferrer *et al.*, 1986; Finlayson & Cortés, 1987).

La reproducción se prolonga desde mediados de mayo hasta la primera quincena de julio, aunque alguna pareja puede seguir criando durante la segunda quincena de julio. El descenso en el índice de captura observado a mediados de junio podría deberse a una menor actividad de las hembras que estarían incubando, así como de los machos ya emparejados. De cómo evolucionan las placas de incubación de las hembras capturadas y la aparición de los jóvenes, es posible deducir que el Zarcero Común

realiza una única puesta en el área de estudio, lo que coincide con lo indicado para esta especie (Cramp, 1992; pero véanse también Ferry, 1965 y Landenbergue & Turrian, 1982), y también para otras especies de passeriformes estivales en Europa (p. ej. Newton, 1990; Lundberg & Alatalo, 1992).

Los adultos emprenden la migración otoñal desde la segunda quincena de julio, antes que los jóvenes, que comienzan a marcharse a finales de julio. Estas diferencias observadas en la fenología migratoria según clases de edad ya han sido descritas para otras especies de passeriformes (Cantos & Asensio, 1989; De la Puente *et al.*, 1997; Pérez-Tris & Asensio, 1997; Pinilla, 2000). El hecho de que los adultos migren antes que los jóvenes puede deberse, como ocurre en otras especies, a que tras la cría los adultos son capaces de engordar más rápidamente (Koskimies & Saurola, 1985; Gyurácz & Bank, 1996; Chernetsov, 1998), bien porque su experiencia o su dominancia les permite encontrar alimento más fácilmente (Ekman & Askenmo, 1984; Marchetti & Price, 1989; Alerstam & Lindström, 1990; Holberton *et al.*, 1990), bien porque acumulan grasa de forma más eficiente (véase una revisión en Woodrey, 2000). Además, los jóvenes suelen migrar a velocidades menores que los adultos (Ellegren, 1990, 1993), por precisar más tiempo para engordar en los lugares de descanso (Veiga, 1986), o por volar a menor velocidad al poseer alas más cortas (Alatalo *et al.*, 1984), lo que puede explicar una migración postnupcial más prolongada en el tiempo.

Cabe destacar que, en el paso postnupcial, los jóvenes sufren un mayor incremento de peso y acumulan más grasa que los adultos en el área de estudio (figura 3). Esta diferencia podría deberse a que las aves adultas, más experimentadas y conocedoras de los puntos de parada a lo largo de su migración, ajustasen mejor la carga de grasa necesaria para la primera etapa del viaje migratorio (evitando así un excesivo incremento del coste energético del vuelo y un aumento de su exposición a los depredadores por la pérdida de maniobrabilidad asociada al incremento de peso; Pennycuik, 1989; Kullberg *et al.*, 1996), mientras que los jóvenes, que desconocen la ruta migratoria, acumulasen más grasa para afrontar los imprevistos (Blem, 1990).

Tanto jóvenes como adultos realizan una muda parcial postnupcial en las áreas de cría antes de comenzar la migración otoñal, que afecta a parte de las plumas del cuerpo. Este hecho no había sido confirmado en el caso de los adultos, ni documentado para los jóvenes (Cramp, 1992; Jenni & Winkler, 1994; Svensson, 1996). La recaptura de aves mudando de la población reproductora ($n = 4$), confirma que al menos parte de la población local realiza esta muda parcial en las áreas de cría.

No se observa un gran solapamiento en los periodos de reproducción, muda y migración, debido posiblemente a los importantes costes energéticos que supone cada uno de estos procesos (Jenni & Winkler, 1994; Kjellén, 1994; Pérez-Tris *et al.*, 2001). Los primeros adultos empiezan a mudar justo al finalizar la cría. La inexistencia de capturas de aves adultas tras el periodo de muda indicaría que apenas hay sedimentación de aves más norteñas, que atravesarían la zona tras mudar en sus áreas de cría. Los jóvenes parecen mudar con mayor rapidez y durante un periodo de tiempo más corto. En agosto sólo se detecta alrededor del 20% de los jóvenes mudando, seguramente porque el resto sean migrantes procedentes de otras localidades.

Respecto a la biometría de los adultos, los machos presentan alas significativamente más largas que las hembras, como indican Cramp (1992) y Svensson (1996) para la población europea en su conjunto. Dicha variación podría deberse a un dimorfismo sexual en el tamaño, de forma que los machos fueran más grandes que las hembras, teniendo, por lo tanto, alas más largas. Sin embargo, a pesar de que la longitud alar es tan diferente entre sexos, estos casi no difieren en la longitud del tarso, que es mejor indicador del tamaño estructural del ave (Senar & Pascual, 1997).

Controlando el tamaño corporal, se observa que los machos tienen alas proporcionalmente más largas que las hembras. Esta diferencia morfológica podría relacionarse con presiones diferentes sobre la migración en machos y hembras. Si los machos se encargan de establecer los territorios de cría, deberían experimentar una selección más fuerte que las hembras a favor de una llegada más temprana, lo que podría conseguirse mediante una mejor preparación del viaje en África o una mayor velocidad de migración.

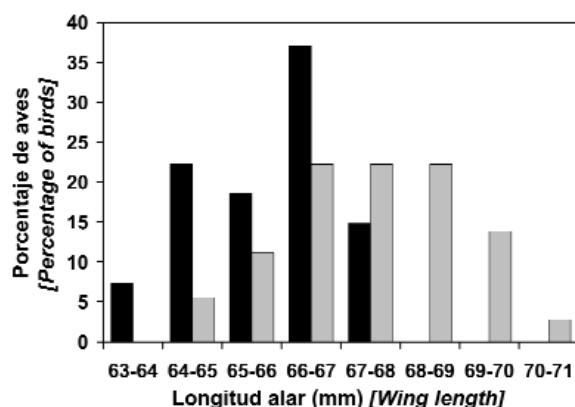


Figura 5. Distribución de frecuencias de la longitud alar en la población local de Zarcero Común en el centro de España. Hembras: barras negras; Machos: barras grises.

[Frequency distribution of wing lengths of breeding Melodious Warblers in central Spain. Females: black bars; Males: grey bars.]

Estudios previos han demostrado que alas más largas reducen el gasto energético y favorecen vuelos de mayor duración (Pennycuick, 1989), con lo que se incrementaría la velocidad de migración. Sería preciso sexar las aves mediante otros métodos diferentes al empleado en este estudio, con el fin de analizar la fenología de machos y hembras por separado y tratar de desvelar las estrategias migratorias de cada sexo.

No parecen existir diferencias con respecto a la biometría dada para otras poblaciones de Zarcero Común (Cramp, 1992; Svensson, 1996), lo que corroboraría la ausencia de variación entre poblaciones (Cramp, 1992), si bien no es posible realizar un test estadístico que lo confirme debido a los amplios rangos geográficos indicados en la bibliografía y a la pequeña muestra que presentan. Teniendo en cuenta la longitud alar obtenida en este trabajo (machos: 64-71 mm, hembras: 62-67), sería posible sexar un pequeño porcentaje de los adultos. Así, los individuos con una longitud de ala mayor o igual a 68 mm serían machos, mientras que aquellos con longitudes alares menores de 64 mm serían hembras. Empleando este método podríamos determinar un 38,9% de los machos y un 7,4% de las hembras (figura 5), aunque no es un método recomendado en el estudio de poblaciones, ya que solo permite sexar una pequeña parte de la población. Sería necesario un estudio más detallado de la morfología

del Zarcero Común, incluyendo más variables biométricas, para poder sexar una mayor proporción de la población adulta que la aquí obtenida.

Teniendo en cuenta la edad, los jóvenes tienen proporcionalmente alas más cortas que los adultos, independientemente de su tamaño. Este resultado podría deberse a un sesgo en la proporción de sexos dentro de la muestra de jóvenes que, de manera similar a los adultos, podrían presentar diferencias entre sexos. Aunque nuestros datos no nos permiten establecer la proporción de sexos en los jóvenes, tampoco encontramos razones para pensar que su sesgo pudiese ser tan fuerte como para ser la causa de las diferencias morfológicas observadas entre clases de edad.

La diferencia en la morfología alar entre clases de edad probablemente se deba a la existencia de un balance entre eficacia en la migración y defensa antidepredatoria, como ya ha sido discutida para otros paseriformes (Alatalo *et al.*, 1984; Pérez-Tris & Tellería, 2001 y referencias allí citadas). Por un lado, una menor longitud alar junto con una forma más redondeada en los jóvenes puede favorecer la maniobrabilidad y aumentar así la tasa de supervivencia en aves que, por ser inexpertas, son más vulnerables al ataque de los depredadores que los adultos (Alatalo *et al.*, 1984). Por otro lado, las aves migradoras deben minimizar los costes de migración, lo que puede obtenerse con alas más largas y apuntadas (Pennycuick, 1989). De esta manera, los jóvenes, más vulnerables a los predadores, se beneficiarían de alas más cortas y apuntadas que las óptimas para la migración, mientras que los adultos, más experimentados, mejoran la eficacia de sus vuelos migratorios con alas más largas y apuntadas.

Teniendo en cuenta que, según la metodología empleada (redes japonesas sin cebos ni reclamos), se deberían capturar ambos sexos por igual, se observa un mayor número de machos que de hembras. Dado que se trata de una especie socialmente monógama (Cramp, 1992), la causa del desvío observado podría ser una baja actividad de las hembras que se encuentran incubando, así como una mayor movilidad de los machos que defienden sus territorios. Lamentablemente, debido al método empleado para sexar los individuos (por caracteres reproductivos)

res), no es posible obtener la evolución temporal de las capturas para cada sexo por separado con el fin de comprobar las hipótesis anteriores.

Las bajas productividades obtenidas en cada estación a lo largo de tres años, podrían deberse a una rápida dispersión juvenil, que implicaría un rápido abandono del área de cría por parte de los individuos nacidos en la localidad, con el fin de realizar movimientos exploratorios por la zona para reorientarse a su regreso (Baker, 1993). Alternativamente, también podría deberse a que la especie presenta una productividad muy baja, si bien Ferry (1965) encuentra en Francia que el 66% de los huevos eclosionan y el 70% de los pollos vuela del nido, con un éxito reproductor total del 47%. Así mismo, en la península Ibérica De la Puente & Yanes (1995) obtienen una tasa de depredación en nido baja en esta especie (18,7%). Teniendo en cuenta estos resultados, parece más probable que la baja productividad obtenida se deba a una rápida dispersión juvenil. En este caso, la proporción entre jóvenes y adultos capturados no sería una buena estima de la producción real de la población, aunque sí un índice útil para hacer comparaciones entre años y localidades.

La tasa de retorno obtenida indica, sobre todo en el caso de los adultos, una elevada fidelidad a las áreas de cría (Cantos, 1992; Cantos & Tellería, 1994). Sin embargo, es menor el número de jóvenes que regresan a sus áreas de nacimiento, aunque es muy similar a la tasa de retorno encontrada en Italia (5%; Pollo & Bombieri, 2000). Probablemente esto se deba a una elevada mortalidad de las aves en su primer año de vida (Ketterson & Nolan, 1983; Senar & Copete, 1990), junto con una menor fidelidad a las áreas de nacimiento (Pollo & Bombieri, 2000).

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en este trabajo, cabe mencionar la utilidad que tienen los datos obtenidos sistemáticamente por los anilladores, especialmente aquellos referidos a las poblaciones reproductoras. A partir de esa información podremos incrementar el conocimiento de la biología de las aves ibéricas y su biometría, ya que cada vez son más numerosas las evidencias de los elementos diferenciadores de estas poblaciones (véase Tellería *et al.*, 2001 y referencias allí citadas).

AGRADECIMIENTOS

A todas aquellas personas que ayudaron en la labores de anillamiento, especialmente a: Javier Pérez-Tris, Emilio Escudero, Pascual Campos, Luis Palomares, Julio Yáñez, Diana de Palacio, Luis del Castillo, José Luis Martínez, Rubén Moreno-Opo, Blas Molina, John Muddeman y Sol Sotillos. Agradecemos a ARIPRESA el facilitarnos los permisos para realizar parte del trabajo de campo en su finca "El Porcal". Los datos empleados han sido obtenidos dentro del marco del proyecto titulado "Seguimiento del impacto real de la Línea de Alta Velocidad Madrid-Barcelona-Frontera francesa" realizado por la Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife) y financiado por el Ente Gestor de Infraestructuras Ferroviarias (GIF). Finalmente, Guillermo Blanco, Roberto Carbonell, Javier Pérez-Tris y Jaime Potti aportaron interesantes sugerencias que mejoraron notablemente el manuscrito original. Durante el desarrollo del trabajo, A.B. disfrutó de una Beca F.P.U. del Ministerio de Educación y Cultura.

BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1984. Why do young birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALERSTAM, T. & LINDSTRÖM, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. En: Gwinner, E. (Ed.). *Bird migration: the physiology and ecophysiology*: 331-351. Springer-Verlag. Berlín.
- ANÓNIMO 2000. *Programa PASER (Plan de Anillamiento para el Seguimiento de Especies Reproductoras). Manual de métodos de campo*. Centro de Migración de Aves (SEO/BirdLife). Madrid.
- BAKER, R. R. 1993. The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scandinavica*, 24: 71-79.

- BERTHOLD, P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. *Avian Biology*, 5: 77-128.
- BLEM, C. R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- CANTOS, F. J. & ASENSIO, B. 1989. La migración postnupcial de la Lavandera Boyera (*Motacilla flava*) a lo largo de las costas mediterráneas españolas. *Ardeola*, 36: 139-147.
- CANTOS, F. J. & TELLERÍA, J. L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula. *Journal of Avian Biology*, 25: 131-134.
- CANTOS, F. J. 1992. *Migración e invernada de la familia Sylviidae (orden Paseriformes, clase Aves) en la península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- CRAMP, S. (Ed.). 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. VI. Warblers*. Oxford University Press. Oxford.
- CHERNETSOV, N. 1998. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. *Ornis Svecica*, 8: 77-82.
- DE LA PUENTE, J. & YANES, M. 1995. Tasas de depredación en nido de passeriformes ibéricos nidificantes por encima del suelo. *Ardeola*, 42: 139-146.
- DE LA PUENTE, J.; BERMEJO, A. & SEOANE, J. 1997. Fenología de tres especies de passeriformes palustres en la Estación de Anillamiento de Las Minas (Madrid): el Carricerín Común, el Carricero Común y el Carricero Tordal. *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 46-59.
- DYRCZ, A. 1993. Biometrical differences between sexes in the breeding population of Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ringling & Migration*, 14: 149-151.
- EKMÁN, J. B. & ASKENMO, C. 1984. Social rank and habitat use in Willow Tit groups. *Animal Behaviour*, 32: 508-514.
- ELLEGREN, H. 1990. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia s. svecica*. *Ringling & Migration*, 11: 121-131.
- ELLEGREN, H. 1993. Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. *Ornis Scandinavica*, 24: 220-228.
- FERRER, X.; MARTÍNEZ, A. & MUNTANER, J. 1986. *Historia Natural dels Països Catalans. 12. Ocells*. Enciclopèdia Catalana S.A. Barcelona.
- FERRY, B. 1965. Étude d'une population d'*Hippolais polyglotta* a Dijon. *Alauda*, 33: 177-205.
- FINLAYSON, J. C. & CORTÉS, J. E. 1987. *The birds of the Strait of Gibraltar*. The Gibraltar Ornithological & Natural History Society. Gibraltar.
- GWINNER, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138: 47-63.
- GYURÁČZ, J. & BANK, L. 1996. Body mass and fat load of autumn migrating Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in relation to age in South Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 42: 271-279.
- HOLBERTON, R. L.; HANANO, R. & ABLE, K. P. 1990. Age-related dominance in male dark-eye juncos: effects of plumage and prior residence. *Animal Behaviour*, 40: 573-579.
- JENNI, L. & JENNI-EIERMANN, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1989. The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study*, 36: 1-15.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. Londres.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 64: 246-255.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 3: 357-402.
- KJELLÉN, N. 1994. Moult in relation to migration in birds - a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-4.
- KOSKIMIES, P. & SAUROLA, P. 1985. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report. *Ornis Fennica*, 62: 145-152.

- KULLBERG, C.; FRANSSON, T. & JAKOBSSON, S. 1996. Impaired predator evasion in fat blackcaps. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1671-1675.
- LANDENBERGUE, J. C. & TURRIAN, F. 1982. La progression de l'*Hippolais polyglotta* dans le pays de Genève. I. Observations sur les biotopes, la reproduction et le cycle annuel. *Nos Oiseaux*, 36: 245-262.
- LUNDBERG, A. & ALATALO, R. V. 1992. *The Pied Flycatcher*. T & AD Poyser. Londres.
- MARCHETTI, K. & PRICE, T. 1989. Differences in the foraging of juvenile and adults birds: the importance of development constraints. *Biological Review*, 64: 51-71.
- NEWTON, I. (Ed.). 1990. *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press. Londres.
- ONRUBIA, A.; ROBLES, J. L. & ANDRÉS, T. 1997. Zarcero Común. En: Purroy, F. J. (Coord.). *Atlas de las aves de España (1975-1995)*: 406-407. SEO/BirdLife. Lynx Edicions. Barcelona.
- PENNYCUICK, C. J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press. Oxford.
- PÉREZ-TRIS, J. & ASENSIO, B. 1997. Migración e invernada de la Lavandera Boyera (*Motacilla flava*) en la península Ibérica. *Ardeola*, 44: 71-78.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of Southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoologici Fennici*, 38: 139-148.
- PINILLA, J. 2000. Fenología del paso de otoño del Mosquitero Musical (*Phylloscopus trochilus*) en una localidad de la Comunidad de Madrid en 1999. *Anuario Ornitológico de Madrid 1999*: 114-117.
- POLLO, R. & BOMBIERI, R. 2000. Survival, phenology and philopatry of the Melodious Warbler *Hippolais polyglotta* in North eastern Italy. *Avocetta*, 24: 45-50.
- SENAR, J. C. & COPETE, J. L. 1990. Survival and mean life span of the Serin (*Serinus serinus*). *Bird Study*, 37: 40-43.
- SENAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SPINA, F.; MASSI, A. & MONTEMAGGIORI, A. 1994. Back from Africa: Who's running ahead? Aspects of differential migration of sex and age classes in Palearctic-African spring migrants. *Ostrich*, 65: 137-150.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO/BirdLife. Madrid.
- SWEENEY, J. J. & TATNER, P. 1996. Sexing Wrens *Troglodytes troglodytes indigenus* using morphological measurements and discriminant analysis. *Bird Study*, 43: 342-350.
- TELLERÍA, J. L. & CARBONELL, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30: 63-71.
- TELLERÍA, J. L.; ASENSIO, B. & DÍAZ, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J. M. Reyero Editor. Madrid.
- TELLERÍA, J. L.; PÉREZ-TRIS, J. & CARBONELL, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48: 27-46.
- VEIGA, J. P. 1986. Settlement and fat accumulation by migrant Pied Flycatchers in Spain. *Ringing & Migration*, 7: 85-98.
- WOODREY, M. S. 2000. Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. En: Moore, F. R. (Ed.). *Stopover ecology of Nearctic-Neotropical landbird migrants: habitat relations and conservation implications*: 43-52. Studies in Avian Biology n.º 20. Cooper Ornithological Society. Kansas.



Distribución del Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*) en hábitats de distinta calidad: el papel de la edad, el tamaño y la condición física

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A. & De la Puente, J. Distribution of Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) in good and poor habitats: the role of age, size and body condition (manuscrito enviado).

RESUMEN

Las interacciones intraespecíficas pueden modular la ocupación del hábitat por las aves, implicando que los mejores lugares son ocupados por los individuos dominantes, mientras que los individuos subordinados son excluidos y relegados a los hábitats de peor calidad. En este trabajo se estudió la distribución de los ruiseñores comunes (*Luscinia megarhynchos*) reproductores en dos hábitats de diferente calidad (soto de ribera y carrizal) en relación con la edad, el tamaño y la condición física de las aves, factores fuertemente correlacionados con la dominancia social. Para ello se utilizaron los datos obtenidos en tres estaciones de anillamiento de esfuerzo constante en el centro de España, y se compararon varios parámetros de la población reproductora (fechas de llegada, índices de captura, proporción de sexos y edades, biometría y condición física), así como variables indicativas del desarrollo de la reproducción (fecha de la primera hembra con placa incubatriz, primeros juveniles de la temporada, productividad, biometría y condición física de los jóvenes) entre ambos hábitats. Los sotos de ribera ofrecen una buena protección y muchos lugares para la nidificación del Ruiseñor Común, por lo que *a priori* son mejores hábitats para esta especie que los carrizales, hábitats mucho más desprotegidos. En consonancia con estas diferencias, los ruiseñores presentaron mayores abundancias en el soto de ribera que en el carrizal. No se encontró ninguna segregación en el hábitat relacionada con la edad (aves de segundo año frente a individuos de más edad). Los machos que se reprodujeron en el soto de ribera presentaban mayor tamaño y se encontraban en mejor condición física que aquellos que se establecieron en el carrizal. En el caso de las hembras, sin embargo, no mostraron diferencias en la condición física entre hábitats, a pesar de ser de mayor tamaño en el soto de ribera. Estas diferencias se podrían explicar por el hecho de que los machos sean los responsables de la ocupación y defensa del territorio para la reproducción, lo cual conllevaría una mayor competencia en este sexo.

Establecerse en los mejores hábitats se traduce en beneficios reproductivos para los ruiseñores. Así, los jóvenes nacidos en el soto de ribera presentan una mejor condición física y, de este modo, tienen mayor probabilidad de supervivencia que los jóvenes nacidos en el carrizal. Estos resultados muestran que el estudio de otros factores aparte de la abundancia pueden ayudar en buena medida a identificar variaciones en la calidad del hábitat para las aves.



Distribution of Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) in good and poor habitats: the role of age, size and body condition

Ana Bermejo & Javier de la Puente

Manuscrito enviado

ABSTRACT

Intraspecific interactions may modulate habitat occupancy in birds, leading to the occupation of the best sites by dominant individuals and to the exclusion of subordinates to less preferred habitats. We studied the distribution of breeding Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) across two habitats of different quality (gallery forest and reedbed) in relation to the birds' age, size and body condition, which are likely correlates of social dominance. We used data obtained in three constant effort ringing stations in Central Spain, and compared several parameters of the breeding population (arrival date, capture index, sex ratio, age ratio, biometrics and body condition), as well as variables indicative of breeding performance (date of first females with incubation patch, first fledglings, productivity, biometrics and body condition of juveniles) between both habitats. Gallery forests offer abundant shelter and nesting places for Nightingales, thus being better habitats than the largely bare reedbeds. Consistent with this difference, Nightingales reached a higher abundance in the gallery forest than in the reedbed. We did not find habitat segregation in relation to age (second year vs. older birds). Males that bred in the gallery forest were larger and in better body condition than those occupying reedbeds. However, females had similar body condition in both habitats, despite they were larger in the gallery forest. Because males take the responsibility in acquiring the territory, this difference was probably related to a somehow stronger competition between males than between females. Occupation of good habitats translated into breeding benefits for Nightingales, as juveniles born in the gallery forest had a better body condition, and thus likely higher survival prospects, than those raised in the reedbed. These results show that the study of traits other than abundance may greatly help identify variation in habitat quality for birds.

INTRODUCTION

Habitat distribution of birds, in particular in the breeding period, will influence the fitness of individuals and their breeding success. For this reason, birds should choose the most suitable habitat that will allow them a successful reproduction (Cody, 1985). The habitat distribution of birds depends on many factors, including availability of food and suitable substrates for nesting, as well as the social environment (Cody, 1981; Alatalo *et al.*, 1985). Both intra- and interspecific competition are likely to have negative effects on reproductive success and may influence habitat distribution (Cody, 1981; Alatalo *et al.*, 1985; Gustafsson, 1987; Rolando & Palestini, 1991). Many studies have analysed habitat selection from an interspecific point of view (e.g. Bairlein, 1983; Cody, 1985; Pampour, 1990; Báldi & Kisbenedek, 1999), but less attention has been paid to the role of conspecifics in habitat distribution. It is known that adults are dominant over juveniles, and that birds that are large or in prime condition are dominant over smaller birds or those in poorer condition so that, other things being equal, the former should settle in the best habitat (Fretwell, 1972; Lundberg *et al.*, 1981).

Usually, studies about habitat distribution in birds have used data on abundances of individuals in different habitats, hence assuming that highest abundances should reflect habitat quality. Here we used other methods than abundance to analyse the habitat distribution of birds between two habitats of different quality, and the advantages that the good habitat can give to birds.

The Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) is a small passerine that breeds in Europe in many kinds of habitats, although clearly prefers riverine ones, namely thickets or woods near water (Cramp, 1988; Purroy, 1997), where it reaches the highest densities. To examine patterns of Nightingale habitat distribution in Central Spain we analysed data collected in three ringing stations between 1995 and 2002. Our aims are: (1) to analyse the differences of the adult Nightingale population in two habitats of differing quality (gallery forest and reedbed) comparing phenology, breeding abundance, return rate, population structure, biometrics, and body condition; (2) to compare breeding success in both habitat types, and

(3) to evaluate the role of traits other than abundance, that may indicate variation in habitat quality for birds. It would be expected that breeding abundance and breeding success were higher in the gallery forest than in the reedbed as, on the basis of overall abundance patterns the former is the most preferred habitat by the Nightingale. Habitat-related differences in biometry, body condition of birds, or age ratio would give some clues on whether the distribution pattern might be caused by some dominant birds displacing others to less preferred habitats.

METHODS

Study Area

The study was made in the Jarama River (Madrid, Central Spain). The gallery forest was located in two sites: Presa del Rey (Rivas-Vaciamadrid, 40°18' N 3°32' W), and Barajas (Madrid, 40°28' N 3°31' W). Vegetation was composed by tamarisks (*Tamarix gallica*), with poplars (*Populus alba*), willows (*Salix* sp.), and brambles (*Rubus* spp.). The reedbed was located in Las Minas (San Martín de la Vega, 40°13' N 3°35' W), and was composed mainly by *Phragmites australis*, with reedmace *Thypha domingensis*, and some willows (*Salix alba*), poplars, and rushes (*Juncus* spp.).

Birds were mist-netted once a week, within constant effort ringing stations, for five hours from dawn. A total mist-net length of 66 and 96 m placed in standard straight lines was operating between April 1998 and December 2002 in Presa del Rey and Barajas, respectively, and a total of 132-144 m between April 1995 and December 2002 in Las Minas reedbed.

Field work

All trapped birds were ringed, aged, sexed, and measured following Svensson (1996): wing length according to the method of "maximum length", was measured with a precision of 0.5 mm; tarsus length was measured with a calliper to the nearest 0.1 mm following the "bent" method. Body mass was recorded with precision of 0.1 g. Fat content was visually estimated using a 9-score scale (Kaiser, 1993). The presence of incubation patch was noted using a 4-level scale (0 no patch, 1 beginning, 2 totally development, 3 residual patch). When possible, birds

were sexed in using the presence of incubation patch in females and cloacal protuberance in males. Age was determined by taking into account that juveniles undertake a partial postjuvenile moult while adults have a complete, postbreeding moult (Jenni & Winkler, 1994). Breeding birds were classified as second-year birds or more than two-years birds, when it was possible. The age of some adults could not be detailed to this level, however, in particular for those caught before the end of the complete moult; those birds were classified as adults of unknown age.

Data management

In this study we considered as local breeders the following birds: (1) all birds that were ringed within the exclusive breeding period, i.e. between 1st and 30th June, (2) females showing a fully developed incubation patch at any date, (3) females having signs of incubation patch or males with cloacal protuberance between 1st May and 15th July, (4) recently fledged juveniles, as ascertained from their plumage, (5) juveniles caught before 31st July, and (6) birds that had been initially ringed in spring (before 1st May) but were subsequently retrapped at the same site 20 or more days after ringing.

The arrival date of the breeding population was considered as that when the first local bird was caught. Because even in monogamous species males typically reach the breeding sites before females, we first checked for this using a Wilcoxon matched pairs test. As birds may arrive at a different date in each year depending on weather conditions, sex differences in arrival dates of local Nightingales in different habitats during 1998-2002 were compared with a Wilcoxon matched pairs test.

The capture index can be used as an estimate of the bird abundance in a place. As we used different total mist-net lengths in each station, we calculated a daily capture index ($DCI = \text{number of captures} \times 100 / \text{mist-net length}$) for each local population. For between-habitat comparisons we used yearly indices (YI), calculated as the sum of daily capture indices.

To determine the age and sex composition of the breeding population in each habitat, we considered the first capture of local birds each year. We compared the sex ratio (males/females) in

both habitats, and the adult age ratio (second-year birds/more than two-year birds) within each sex by means of log-linear analysis. A larger number of males in the suboptimal habitat would be expected if dominant males of the optimal habitat outcompete them.

The return rate was obtained by dividing the number of birds recaptured one or more years after ringing by the total number of birds ringed. We compared the return rate for the adult breeding population according to sex, age, and habitat, using log-linear analysis.

We compared wing length and tarsus length as measurements of body size of adults Nightingales across habitat types with a three-way ANOVA in relation to habitat, sex, and age. As an index of body condition we used residual body mass relative to body size (measured as tarsus length; Senar & Pascual, 1997), fat levels and capture date obtained from an ANCOVA (Brown, 1996). When some covariate was found as statistically not significant it was removed from the analysis. To linearize the relationship of fat level with body mass and use parametric statistics we used the logarithm of the squared fat scores plus one as our final measure of stored fat (Pérez-Tris *et al.*, 2001). Because variances differed between sexes, separate within-sex ANCOVAs were used to compare body condition in relation to habitat and age. In all analyses we considered only the first capture of each bird to avoid pseudoreplication.

To analyse breeding success we took into account different variables. We compared the beginning of the reproduction period, considering the initial date when the first females having incubation patch were captured. Also the capture date of the first fledgling was compared between habitats. The productivity of the local population was calculated as the ratio juveniles/adults considering only first handled local birds each year in each ringing station. The return rate of juveniles was obtained for both habitats. Biometrics and body condition of juveniles in different habitats were compared as for adults.

RESULTS

During the study period 734 different Nightingales were captured in the three ringing stations,

71.9% of them being considered local birds. The recapture rate was high (45% of a total of 1331 captures were previously ringed birds). First birds were captured at the beginning of April and last ones in late-September or early-November.

Adult Population

In all years local Nightingales arrived to their breeding areas in Central Spain in the second week of April. Males arrived to the breeding areas over ten days earlier than females (Wilcoxon matched pairs test: $Z = 2.93$, $p = 0.003$, $n = 13$). Differences in the arrival dates did not seem to exist between habitats within each sex (Gallery forest, mean arrival date in five years: males: 10th Apr ± 6.7 d, females: 20th Apr ± 3.3 d; Reedbed, mean arrival date in eight years: males: 12th Apr ± 4.7 d, females: 29th Apr ± 16.3 d; Wilcoxon matched pairs test, $n = 5$: Males: $Z = 1.07$, $p = 0.285$; Females: $Z = 1.21$, $p = 0.225$).

The mean breeding abundance of Nightingales was much higher in the gallery forest than in the reedbed (gallery forest: $YI = 173.2 \pm 6.2$, $n = 5$; reedbed: $YI = 37.1 \pm 13.4$, $n = 8$; Mann-Whitney U test: $Z = -2.93$, $p = 0.003$).

Adult sex ratio was clearly biased toward males (Log-linear analysis: Sex: $\chi^2_1 = 49.71$, $p < 0.001$), but it did not differ significantly between habitats or years (Habitat x Sex: $\chi^2_1 = 0.69$, $p = 0.405$; Year x Sex: $\chi^2_4 = 2.97$, $p = 0.564$; Habitat x Year x Sex: $\chi^2_4 = 2.08$, $p = 0.721$), although there were more males in the reedbed (males/females = 3.1 ± 1.6 , $n = 8$) than in the gallery forest (males/females = 2.1 ± 0.4 , $n = 5$). The adult age ratio of the local population, being about 1:1, was similar among habitats and years in females (log-linear analysis: $p > 0.050$ in all interactions), while in males changed in relation to year (log-linear analysis: Year x Age: $\chi^2_4 = 15.54$, $p = 0.004$).

Adult birds showed a similar return rate between sexes and habitats (log-linear analysis: Sex x Return rate: $\chi^2_1 = 0.428$, $p = 0.513$; Sex x Return rate x Habitat: $\chi^2_1 = 1.17$, $p = 0.279$), but it was more similar between habitats in males than in females (table 1). Although the overall return rate of second-year birds was higher in the reedbed than in the gallery forest, while the contrary trend was apparent for older males, there was not significant interaction between age and habitat (log-linear analysis: all the interactions $p > 0.187$).

Females had shorter wings than males, and second-year birds had shorter wings than older adults, but there were no significant differences between habitats (table 2; ANOVA: Sex: $F_{1,270} = 39.36$, $p < 0.001$; Age: $F_{1,270} = 53.08$, $p < 0.001$; Habitat: $F_{1,270} = 0.50$, $p = 0.478$; all interactions $p > 0.283$). Tarsus length was similar between ages but differed in relation to sex and habitat, the birds with the longest tarsi being males and birds in the gallery forest (ANOVA: Sex: $F_{1,270} = 4.45$, $p = 0.036$; Age: $F_{1,270} = 0.21$, $p = 0.651$; Habitat: $F_{1,270} = 4.91$, $p = 0.028$; all interactions $p > 0.652$). Adult males were in better body condition in the gallery forest than in the reedbed, and second year birds were in poorer condition than older birds in both habitats (ANCOVA: Age: $F_{1,185} = 5.69$, $p = 0.018$; Habitat: $F_{1,185} = 13.48$, $p < 0.001$; Age x Habitat: $F_{1,185} = 0.05$, $p = 0.820$; Covariate Date: $F_{1,185} = 10.67$, $p = 0.001$; Covariate Tarsus: $F_{1,185} = 15.64$, $p < 0.001$). Female body condition was similar between habitats, but changed in relation to age as in males (ANCOVA: Age: $F_{1,95} = 4.08$, $p = 0.046$; Habitat: $F_{1,95} = 0.94$, $p = 0.334$; Age x Habitat: $F_{1,95} = 1.00$, $p = 0.320$; Covariate Date: $F_{1,95} = 6.08$, $p = 0.015$; Covariate Fat: $F_{1,95} = 12.99$, $p = 0.001$).

Breeding Success

First females with incubation patch were captured about ten days earlier in the gallery forest (6th May ± 5.5 d), than in the reedbed (15th May ± 12.2 d; Wilcoxon matched pairs test: $Z = 2.02$, $p = 0.043$), although fledglings left the nest at about the same time in both habitats (Gallery forest: 15th Jun ± 7.5 d; Reedbed: 22nd Jun ± 7.4 d, Wilcoxon matched pairs test: $Z = 1.08$, $p = 0.281$). The productivity was similar between the gallery forest (juv/ad = 0.42 ± 0.21 , $n = 5$), and the reedbed (juv/ad = 0.44 ± 0.23 , $n = 8$; Log-linear analysis: Habitat x Age: $\chi^2_1 = 3.12$, $p = 0.077$; Habitat x Year x Age: $\chi^2_4 = 6.80$, $p = 0.147$), although it differed among years (Year x Age: $\chi^2_4 = 15.98$, $p = 0.003$). The juvenile return rate was slightly higher in the gallery forest than in the reedbed (table 1), but this difference was not significant ($\chi^2_1 < 0.01$, $p = 0.963$). Juvenile Nightingales in both habitat types did not differ in plumage ($t_{1,164} = 0.01$, $p = 0.912$), or skeletal traits ($t_{1,178} = 0.88$, $p = 0.351$), but they had a better body condition in the gallery forest than in the reedbed (table 2; ANCOVA: Habitat: $F_{1,168} = 5.56$, $p = 0.019$; Covariate Tarsus:

		Gallery forest		Reedbed		Total	
		RR (%)	n	RR (%)	n	RR (%)	n
Adult males	All	22.4	143	23.4	77	22.7	220
	Second-year birds	22.4	85	27.0	37	23.8	122
	Older birds	23.2	56	18.2	22	21.8	78
Adult females	All	15.6	77	27.3	33	19.1	110
	Second-year birds	13.5	37	23.5	17	16.7	54
	Older birds	16.2	37	18.2	11	16.7	48
Juveniles		11.7	120	10.3	68	11.2	188

Table 1. Return rate (RR) of Nightingales in Central Spain in relation to age, sex and habitat.

Sex	Age	Habitat	Wing length (mm)			Tarsus length (mm)			Body condition		
			Mean	SE	n	Mean	SE	n	Mean	SE	n
Male	2 nd year bird	Gallery forest	82.5	0.2	74	27.10	0.08	76	20.1	0.1	82
		Reedbed	82.5	0.3	28	26.80	0.16	26	19.5	0.2	31
	Older bird	Gallery forest	84.1	0.3	49	27.05	0.09	50	20.5	0.1	56
		Reedbed	84.9	0.4	24	26.88	0.11	24	19.9	0.2	22
Female	2 nd year bird	Gallery forest	80.9	0.2	38	26.80	0.12	38	19.8	0.2	34
		Reedbed	81.0	0.6	15	26.64	0.18	15	19.3	0.3	17
	Older bird	Gallery forest	82.8	0.3	37	26.90	0.11	36	20.1	0.2	37
		Reedbed	82.7	0.6	13	26.69	0.21	13	20.1	0.4	13
Juvenile		Gallery forest	82.0	0.2	103	27.02	0.07	117	20.5	0.1	115
		Reedbed	82.0	0.3	63	26.90	0.10	63	20.0	0.2	57

Table 2. Biometrics and body condition (residual body mass) of Nightingales in relation to sex and age in both gallery forest and reedbed.

$F_{1,168} = 20.23$, $p < 0.001$; Covariate Fat level: $F_{1,168} = 6.12$, $p = 0.014$).

DISCUSSION

The Nightingale was a common breeder in the three study sites, and a high percentage of individuals was classified as local birds, which showed a high recapture rate. The pattern of territory occupancy was very similar in both habitats, males arriving some days earlier than females, as previously reported for this species (Cramp, 1988). A sex-related difference in arrival dates is frequent in monogamous species (Ketterson & Nolan, 1983; Spina *et al.*, 1994), where males arriving early settle in the most suitable areas, which accrue them a higher reproductive success (Hochachka, 1990; Møller, 1994; Aebischer *et al.*, 1996).

Nightingales occupied the gallery forest as fast as the reedbed. If all birds had the same chance to settle in a territory, then the most preferred habitat, where their chances of success are highest (Fretwell & Lucas, 1969), the gallery forest in this study, should be occupied first. But if there were some dominant birds, as soon as some of them arrived to the preferred habitat, the less dominant males would be displaced to the suboptimal habitat, so that both habitats would be occupied at about the same time, as it happened in our study. Nevertheless, if birds occupied the gallery forest at so fast a rate that the habitat quality would almost immediately decrease, and/or if birds settled in the less preferred habitat in less than a week, we would be unable to detect the difference. Our sampling periodicity could therefore be another explanation of why we did not detect differences in territory occupancy between habitats.

Nightingales bred in both gallery forest and reedbed but reached higher abundance in the former habitat, which agrees with different habitat densities reported from other places (Tellería & Potti, 1984), where the highest densities are found in riverine and gallery forest (*Fraxinus* spp., *Salix* spp., *Populus* spp.). Although part of the variability may be due to between-habitat differences in trapping efficiency (Remsen & Good, 1996), we took great care in avoiding any discrepancy in efficiency. Also, the breeding abundance was so different between habitats that this result should be due to a real difference between habitats more than to a bias due to the trapping methodology.

Taking into account that we should trap equally both males and females (we did not use tape-lure or bait the traps), the sex ratio of the breeding population was strongly biased toward males. The differences in the number of males and females were not influenced by the age of the adult birds, as we found the same number of second-year birds than older birds in both habitats. As the Nightingale is apparently a socially monogamous species (Cramp, 1988), this bias could be due to a low activity of the females because they were incubating the clutch (Cramp, 1988), together with a high mobility of the males that were defending their territories. Unfortunately, our sexing method using breeding traits does not allow us to analyse phenology according to sex to corroborate those hypotheses. Alternatively, there is extensive evidence that adult sex ratios are male biased in monogamous species (Breitwisch, 1989). These could be due to differential mortality between sexes along the different stages of the lifetime, caused by a combination of differences in natal dispersal, migration, body size, and parental investment, yielding lower survivorship in females than in males (see review in Breitwisch, 1989). Studies on sex-related survival in Nightingales should be undertaken to resolve this issue.

Age-related differences in plumage traits have been reported for this (Cramp, 1988) and other passerines (Alatalo *et al.*, 1983), while skeletal measures usually do not change along the lifetime (Potti & Merino, 1994). Also, body condition may change with age, so that older, more experienced birds reach a better body condition (Woodrey, 2000), as we found for both sexes. Differences

in size in relation to sex, also previously recorded (Cramp, 1988), could be due to selection pressures in males favouring large body size in contests over breeding territories.

As for habitat differences, male Nightingales were larger (taking into account skeletal measurements) and were in better body condition in the gallery forest than in the reedbed, while females were larger in the gallery forest, but had similar body condition in both habitats. A difference in body condition could be simply explained in terms of age differences, however, but, in both sexes, the adult age ratio did not differ significantly between habitats. Two hypotheses may explain the differences in body condition observed in male Nightingales in relation to habitat types. First, birds inhabiting the preferred habitats can forage more efficiently, and may reach a better body condition than birds in the suboptimal habitat. Although this should apply to both sexes, we could only detect differences in body condition in males. Second, social dominance can affect habitat distribution of birds, with better individuals settling in the preferred habitat and low-quality individuals in the less preferred habitat (Fretwell, 1972), as we found in males Nightingales.

The pattern of size differentiation could be due to social dominance (Fretwell, 1972) or to adaptive habitat choice, with individuals settling in the niches for which they are morphologically best adapted (Wilson, 1975; Herrera, 1978; Lemel, 1989). In the latter case, it should be expected that breeding success would be similar between habitats, as all individuals would choose the most suitable habitat for them. In the former case, if dominant birds were able to exclude others from the preferred habitat, one might expect them to achieve higher breeding success relative to those settling in poorer habitats.

Breeding success may be reflected by an earlier reproduction (leaving more time between reproduction and migration to complete the post-breeding moult), a higher number of fledglings, or a better quality of the juveniles. We found that females started incubation earlier in the gallery forest than in the reedbed, although the fledgling date and productivity were similar in both habitats. One cause could be the fact that females seemed to arrive slightly earlier to the gallery fo-

rest than to the reedbed, although the difference was not significant. Nevertheless, our sampling (weekly) frequency may preclude detection of significant differences of a few days (under a week) in the arrival date between habitats, so our results should be taken with care. Juveniles were in a better body condition in the gallery forest than in the reedbed, which would confer them higher survival prospects. Also, we observed a trend for the return rate of juveniles to be higher in the gallery forests than in the reedbed.

Taking together, our results point that habitat assortment of male Nightingales in relation to body condition and size is likely to be a result of better and larger individuals being superior to low-quality and smaller ones in a competitive environment. Similar patterns of size-related dominance have been found in other passerine species (Ebenmann & Nilsson, 1981; Lundberg *et al.*, 1981; Ulfstrand *et al.*, 1981; Shennan, 1985; Michalak, 1995), larger males occupying territories into the most suitable habitats.

In conclusion, male Nightingales showed a pattern of dominance based on a different size and body condition, which led to a different distribution of the individuals among habitats. The better males occupied the preferred habitat, and their reproduction was more successful than in the less preferred habitat, which was reflected in a higher quality offspring. In this case, the preferred habitat was clearly the gallery forest, where better

males were. By analysing body condition and breeding success in different habitats we can identify habitats of differing quality for a bird with more detail than if only analysing bird abundance. So, in analyses of habitat preferences of a bird species, individual and population parameters should also be used.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to all ringers and assistants of SEO-Monticola ringing group, and all the people who have participated in fieldwork at the three ringing stations. We are grateful to San Martín de la Vega Town Council, Aripresa, Sureste de Madrid Regional Park, and Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid for allowing us to develop the fieldwork and for their help. SEO/BirdLife, Universidad Autónoma de Madrid, and Iberdrola financed part of the equipment of the ringing stations. Fieldwork at Las Minas Ringing Station was funded by Iberdrola in 1996. Barajas and Presa del Rey ringing stations were working within the project "Seguimiento del impacto real de la línea de alta velocidad Madrid-Barcelona-Frontera francesa" of SEO/BirdLife and were financed by GIF. Guillermo Blanco, Javier Pérez-Tris and Jaime Potti provided constructive comments that greatly improved the manuscript. Financial support to A.B. was provided by a F.P.U. grant.

REFERENCES

- AEBISCHER, A. N.; PERRIN, M.; KRIEG, M.; STUDER, J. & MEYER, D. R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology*, 27: 143-152.
- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1983. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALATALO, R. V.; LUNDBERG, A. & ULFSTRAND, S. 1985. Habitat selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. In: Cody, M. L. (Ed.). *Habitat Selection in Birds*: 59-83. Academic Press. London.
- BAIRLEIN, F. 1983. Habitat selection and associations of species in European Passerine birds during southward, post-breeding migrations. *Ornis Scandinavica*, 14: 239-245.
- BÁLDI, A. & KISBENEDEK, T. 1999. Species-specific distribution of reed-nesting passerine birds across reed-bed edges: effects of spatial scale and edge type. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 45: 97-144.
- BREITWISCH, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology*, 6: 1-50.
- BROWN, M. E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.

- CODY, M. L. (ED.) 1985. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press. London.
- CODY, M. L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience*, 31: 107-113.
- CRAMP, S. (ED.) 1988. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V. Tyrant flycatchers to thrushes*. Oxford University Press. Oxford.
- EBENMANN, B. & NILSSON, S. G. 1981. Size patterns in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* on islands in a south Swedish lake and the nearby mainland. *Ibis*, 123: 528-534.
- FRETWELL, F. D. & LUCAS, H. L. JR. 1969. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheriologica*, 19: 16-36.
- FRETWELL, F. D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press. New Jersey.
- GUSTAFSSON, L. 1987. Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental demonstration. *Ecology*, 68: 291-296.
- HERRERA, C. 1978. Individual dietary differences associated with morphological variation in Robins *Erithacus rubecula*. *Ibis*, 120: 542-545.
- HOCHACHKA, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology*, 71: 1279-1288.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. London.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 64: 246-255.
- KETTERSON, E. D. & NOLAN, V. JR. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*, 1: 357-402.
- LEMEL, J. 1989. Habitat distribution in the Great Tit *Parus major* in relation to reproductive success, dominance, and biometry. *Ornis Scandinavica*, 20: 226-233.
- LUNDBERG, A.; ALATALO, R. V.; CARLSON, A. & ULFSTRAND, S. 1981. Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 12: 68-79.
- MICHALAK, P. 1995. Inter-habitat morphometric differentiation of male Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Fennica*, 72: 138-139.
- MØLLER, A. P. 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 35:115-122.
- PAMPOUR, B. 1990. Vertical and horizontal distribution of five wetland passerine birds during the post-breeding migration period in a reed-bed of the Camargue, France. *Ringling & Migration*, 11: 52-56.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoology Fennici*, 38: 139-148.
- POTTI, J. & MERINO, S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*, 100: 331-338.
- PURROY, F. J. (COORD.) 1997. *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. SEO/BirdLife. Lynx Editions. Barcelona.
- REMSEN, J. V. JR. & GOOD, D. A. 1996. Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *The Auk*, 133: 381-398.
- ROLANDO, A. & PALESTRINI, C. 1991. The effect of interspecific aggression on territorial dynamics in *Acrocephalus* Warblers in a marsh area of north-western Italy. *Bird Study*, 38: 92-97.
- SENAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SHENNAN, N. M. 1985. Relationships between morphology and habitat selection by male Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ringling & Migration*, 6: 97-101.
- SPINA, F.; MASSI, A. & MONTEMAGGIORI, A. 1994. Back from Africa: Who's running ahead? Aspects of differential migration of sex and age classes in Palearctic-African spring migrants. *Ostrich*, 65: 137-150.

- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO/BirdLife. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. & POTTI, J. 1984. La segregación espacial de los túrdidos (*Turdidae*) en el Sistema Central. *Ardeola*, 21: 103-113.
- ULFSTRAND, S.; ALATALO, R. V.; CARLSON, A. & LUNDBERG, A. 1981. Habitat distribution and body size of the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 123: 494-499.
- WILSON, D. S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, 109: 769-784.
- WOODREY, M. S. 2000. Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. *Studies in Avian Biology*, 20: 43-52.



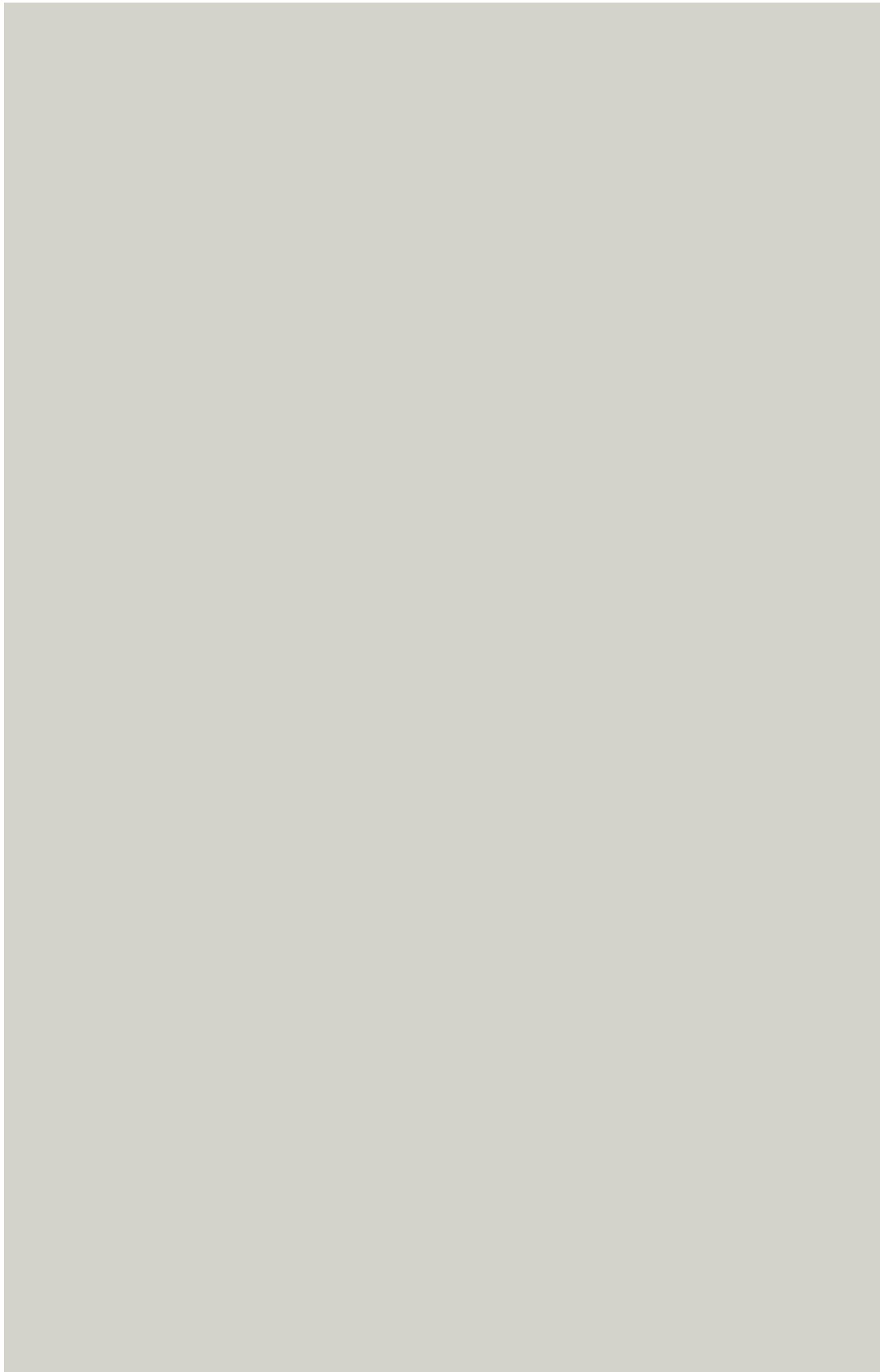
Invernada y migración del Pechiazul (*Luscinia svecica*) en el centro de Iberia

Este capítulo reproduce el texto íntegro del siguiente manuscrito:

Bermejo, A. & De la Puente, J. 2004. Wintering and migration of Bluethroat (*Luscinia svecica*) in central Iberia. *Ardeola*, 51: 000-000.

RESUMEN

A lo largo del tiempo, las aves han sido capaces de cambiar sus áreas de reproducción y de invernada, adaptándose a los cambios producidos por diferentes variables. En las últimas décadas, la distribución invernal del Pechiazul ha cambiado. Este passeriforme inverte principalmente en África, aunque desde los años 70 las observaciones de aves invernando en Iberia se han incrementado. Se emplearon los datos obtenidos entre 1995 y 2002 en una estación de anillamiento de esfuerzo constante ubicada en el centro de España, con el fin de describir la migración e invernada del Pechiazul, y para entender el cambio de su distribución invernal. Los pechiazules capturados en el centro de España pertenecen a las subespecies *cyanecula* y *namnetum*, y proceden de Centroeuropa. Las primeras aves llegan a finales de agosto o principios de septiembre, y las últimas aves abandonan el lugar a finales de marzo. Parte de la población permanece en el área todo el invierno siguiendo un patrón constante todos los años y mostrando una elevada tasa de retorno. En general, se capturan más machos que hembras, sobre todo en invierno. La población invernante y la no invernante presentan estructura, biometría y condición física similares, por lo que los individuos invernantes no parecen ser aves que por alguna razón (p. ej. pequeño tamaño, mala condición física, inexperiencia), no son capaces de alcanzar sus áreas de invernada habituales en África. Sin embargo, invernar en Iberia puede resultar ventajoso, ya que las aves que pasan el invierno más cerca de sus áreas de reproducción, pueden llegar allí antes que las que invernán en África. Nuestros resultados apuntan a esta hipótesis: la población invernante está formada principalmente por machos, que llegan a la zona de invernada puntualmente y están en mejor condición física que otras aves en invierno; además, la tasa de retorno de la población invernante es elevada.





Wintering and migration of Bluethroat (*Luscinia svecica*) in central Iberia

Ana Bermejo & Javier de la Puente

Ardeola, 51: 000-000

SUMMARY

Along time, birds have been able to change their breeding and wintering areas by tracking variation in different conditions. In the last decades, the winter distribution of the Bluethroat has changed. This passerine winters mainly in Africa, although the observations of birds wintering in Iberia have increased since the 1970s. We used data obtained in a constant ringing station in Central Spain between 1995 and 2002 to describe its migration and wintering patterns and to understand this change in the wintering range. Bluethroats captured in Central Spain belonged to the *cyaneacula* and *namnetum* subspecies, and come from Central Europe. First birds arrived in last August or early September, and last birds left at the end of March. Part of the population stay wintering in the area following a consistent pattern all years, and showing a high return rate. More males than females were captured, especially in winter. Wintering and non-wintering Bluethroat populations were similar in structure, biometrics and body condition, so wintering birds did not seem to be birds that for some reason (e.g. small size, bad body condition, inexperience), were not able to reach their usual wintering quarters in Africa. Nevertheless, wintering in Iberia could be advantageous because birds wintering nearer their breeding areas may arrive there earlier than those wintering in Africa. Our results point to this hypothesis: the wintering population was mainly composed by males, they arrived to the wintering area accurately and were in better body condition than other birds in winter, and the return rate of the wintering population was high.

RESUMEN

Invernada y migración del Pechiazul (Luscinia svecica) en el centro de Iberia. A lo largo del tiempo, las aves han sido capaces de cambiar sus áreas de reproducción y de invernada, adaptándose a los cambios producidos por diferentes variables. En las últimas décadas, la distribución invernal del Pechiazul ha cambiado. Este passeriforme inverte principalmente en África, aunque desde los años 70 las observaciones de aves invernando en Iberia se han incrementado. Se emplearon los datos obtenidos entre 1995 y 2002 en una estación de anillamiento de esfuerzo constante ubicada en el centro de España, con el fin de describir la migración e invernada del Pechiazul, y para entender el cambio de su distribución invernal. Los pechiazules capturados en el centro de España pertenecen a las subespecies *cyanecula* y *namnetum*, y proceden de Centroeuropa. Las primeras aves llegan a finales de agosto o principios de septiembre, y las últimas aves abandonan el lugar a finales de marzo. Parte de la población permanece en el área todo el invierno siguiendo un patrón constante todos los años y mostrando una elevada tasa de retorno. En general, se capturan más machos que hembras, sobre todo en invierno. La población invernante y la no invernante presentan estructura, biometría y condición física similares, por lo que los individuos invernantes no parecen ser aves que por alguna razón (p. ej. pequeño tamaño, mala condición física, inexperiencia), no son capaces de alcanzar sus áreas de invernada habituales en África. Sin embargo, invernar en Iberia puede resultar ventajoso, ya que las aves que pasan el invierno más cerca de sus áreas de reproducción, pueden llegar allí antes que las que invernán en África. Nuestros resultados apuntan a esta hipótesis: la población invernante está formada principalmente por machos, que llegan a la zona de invernada puntualmente y están en mejor condición física que otras aves en invierno; además, la tasa de retorno de la población invernante es elevada.

INTRODUCTION

Along time, birds have been able to change their breeding and wintering areas by tracking variation in different conditions like climate, anthropization, etc. (Berthold, 2001). The causes of the changes are not usually easy to determinate, but by analysing some individual (body size, condition) and population variables (population structure, return and survival rates), we can try to explain in more detail those distributional changes. To describe in detail the pattern of distribution and the phenology of a species, it is necessary to monitor populations across time using a constant effort sampling suited to the species. The monitoring of passerine populations is usually studied by means of constant effort ringing sites. This method gets several advantages: (1) the sample effort is objective and independent of the sampler; (2) it is very useful in dense vegetation and ha-

bitats where birds are difficult to detect visually; and (3) capturing the bird allows one to analyse individual variables (i.e. sex, age, biometrics, or body condition).

The Bluethroat (*Luscinia svecica*) is a transaharian migrant whose Western European populations (Zink *et al.*, 2003) winter mainly in Africa (Cramp, 1988), although in the last decades its wintering areas seem to be extending northwards (Gómez-Manzaneque, 1997a). So, nowadays Bluethroat winter also in the South and Southeast Iberian coast, with some observations in Central and Northern Iberia (Bueno, 1990; Gómez-Manzaneque, 1997b; Tellería *et al.*, 1999; Hernández *et al.*, 2003). Nevertheless there is few detailed information about this wintering, and also about the Bluethroat migration throughout Iberia (Bueno, 1990; Hernández *et al.*, 2003). The first observations on wintering in the Iberian Peninsula were made in 1973 in

Zaragoza (Aragüés, 1974). In the mid 80's there were more references about individuals wintering in Central Spain (A. O. Ardeidas, 1985; Gómez-Manzanaque *et al.*, 1986), and from the early 90's until now there have been more observations of Bluethroats wintering in both the coast and the centre of Iberia (see e.g. De Juana, 1993, 1994, 1995, 1996), in some cases corroborating that the species winters in the same site during different years. It could be argued that the non-wintering of the Bluethroat in Iberia in 1960's could be due to a lack of data instead to a real non-wintering, because there were very few birds wintering, birds were difficult to detect in winter, as they did not sing and showed the same behaviour than in the breeding period, and the sample effort could not permit detection of the species. Nevertheless, Bluethroats winter mainly in reedbeds or riparian vegetation (Pérez-Tris, 2002), a habitat which has been well sampled in winter in the last decades (Atienza & Justribó, 1999).

Until now, Bluethroat timing of wintering and migration have been analysed mainly in the Mediterranean coast, always within studies on avian communities (see review in Tellería *et al.*, 1999), except for a detailed study about the species in South-eastern Spain (Peiró, 1997a). Using recovery data, Bueno (1990) summarized the phenology in Iberia but did not find the species in Central Spain. However, Gómez-Manzanaque (1997b) pointed to a wintering of Bluethroats in Central Spain according to non-constant effort ringing data. Recently, Hernández *et al.* (2003), after analysing Bluethroat recovery data, indicated that the species probably does not winter in Northern and Central Iberia, as recoveries in those areas were scarce.

We used the data obtained in a ringing station for an eight-year period to analyse the migration and wintering of Bluethroat in Central Iberia. The aims of the study were: (1) to obtain the phenology of Bluethroat in a non-breeding area; (2) to corroborate that there were wintering and migrating individuals in all years, following a constant pattern; (3) to analyse some parameters of the population (age-ratio, sex-ratio, return rate) and the individuals (biometrics, body condition) trying to understand why birds winter in the study area.

MATERIALS AND METHODS

Field work

The study was conducted at Las Minas Ringing Station (San Martín de la Vega, Madrid, 40.13 N 6.32 W). This area is a reedbed of *Phragmites australis* along the Jarama River, with reedmace (*Typha domingensis*), willows (*Salix alba*), poplars (*Populus alba*), and rushes (*Juncus* spp.). Birds were mist-netted once a week between April 1995 and December 2002 within a constant effort site station and with consistent sampling methods, i.e. as for number and position of mist nets, net size and type, timing of bird trapping, and sampling frequency. A total mist-net length of 132-144 m, depending on year, placed in standard straight lines was operated for six hours from dawn. To analyse in more detail the postbreeding migration, we applied a daily trapping effort in September 2000, from August 16th until September 30th in 2001, and from August 16th until October 15th in 2002, using besides an extra mist-net length of 84 m, and the whole nets were operating six hours from dawn and four hours before nightfall.

All trapped birds were ringed and sexed following Svensson (1996). Birds were aged by plumage traits (Jenni & Winkler, 1994; Svensson, 1996), distinguishing between juveniles (born in the preceding breeding period) and adults (older birds). We recorded the wing maximum chord and the length of the eight primary feather to the nearest 0.5 mm, and the tarsus length (toes bent) to the nearest 0.1 mm (see Svensson, 1996, for details). Body mass was recorded with precision of 0.1 g. Fat content was visually estimated using a 9-score scale (Kaiser, 1993). Males were ascribed to subspecies by the presence and the colour of the central spot in the breast (white spot or absent: *cyaneacula* group, red spot: *svecica*). Subspecies *namnetum* was identified by wing length (adult male < 72 mm, adult female < 68 mm, juvenile male < 69 mm, juvenile female < 66 mm; Cramp, 1988; Svensson, 1996; Eybert *et al.*, 1999).

Phenology

Phenology of the species in the study area was determined according to patterns in: (1) the temporal distribution of captures, (2) body mass, and (3) subcutaneous fat. Because in the last three years of the study we used a different sampling

effort (see above) we took into account only the first five winters to draw the phenology of the species in the study area according to two-week periods. As the mist net length was very similar in those winters we did not correct for capture effort. Because the fat is the main energetic reserve that birds use during migration, and body mass changes in migration are mainly due to fat accumulation (Berthold, 1975; Jenni & Jenni-Eiermann, 1998), by analysing the seasonal changes in body mass and subcutaneous fat the migration period may be obtained. We used the eight study years to analyse those changes.

Demographic parameters

We compared the age ratio and the sex ratio among autumn, winter and spring periods using a log-linear analysis. We considered only the first capture of a bird per each period in each wintering. Due to small sample size all years were grouped for this analysis.

The return rate of the wintering population was calculated as the percentage of birds that were recovered in two or more different winters compared to the whole wintering population. Wintering and non-wintering populations return rates were not compared, because their different stay period in the study area affected the recapture rate.

Biometrics and body condition

We compared wing length, eight primary length and tarsus length as measurements of body size of Bluethroats between wintering and autumn passage populations using a three-way ANOVA in relation to population, age and sex. To analyse the differences in the wing morphology independently of the bird size, we used an ANCOVA using tarsus length (a structural measurement of the bird; Senar & Pascual, 1997) as the covariate, and wing length as the dependent variable. *Namnetum* birds were excluded from these analysis due to their small size (their biometrics is shown apart). We did not consider the spring passage population as an independent group due to the small number of birds captured in this period. Neither could they be grouped with the autumn group because the large differences in the capture date could affect the analysis, especially of plumage characters which change along time due to abrasion. In these analy-

ses, we used only the first capture of each bird to avoid pseudoreplication. We considered all years together because we did not find differences in biometrics in relation to year (all $p > 0.357$, excluding *namnetum*), and the use of year as a factor would drastically reduce the sample.

Because fat storage is the main determinant of changes in body mass of migrating birds we analysed fat contents to ascertain the migratory condition of birds (Jenni & Jenni-Eiermann, 1998). As an index of body condition we used residual body mass relative to body size (measured as tarsus length; Senar & Pascual, 1997) and fat levels obtained from an ANCOVA (Brown, 1996). To linearize its relationship with body mass and apply parametric statistics we used the logarithm of the squared fat scores plus one as our final measure of stored fat (Pérez-Tris *et al.*, 2001); body mass was also log-transformed to improve normality of residuals. We compared fat contents and body condition indices between ages and sexes in both autumn and winter season separately.

Rate of weight change and duration of the autumn stay period

Taking into account the recaptures of birds in the autumn campaigns, the weight change rate of a bird was defined as the difference in body mass between the last and the first capture in the same autumn season, divided by the number of days elapsed between the two capture events, namely the stay period. We compared this rate between wintering and non-wintering population, while we did not compare rates in the stay period, because the former was supposed to stay in the study area for a long time.

We found a correlation between body mass and hour of capture ($r_s = 0.41$, $p < 0.001$, $n = 108$). To avoid this effect on the rate of weight change we standardised weight change rate for time of capture using the residuals of the regression: $body\ mass = 2.62 + 0.09\ capture\ time$ ($R^2 = 0.14$, $F_{1,32} = 5.07$, $p = 0.031$), and log-transformed the variables to improve normality.

RESULTS

Bluethroats were captured 452 times along the study period, corresponding to 283 different in-

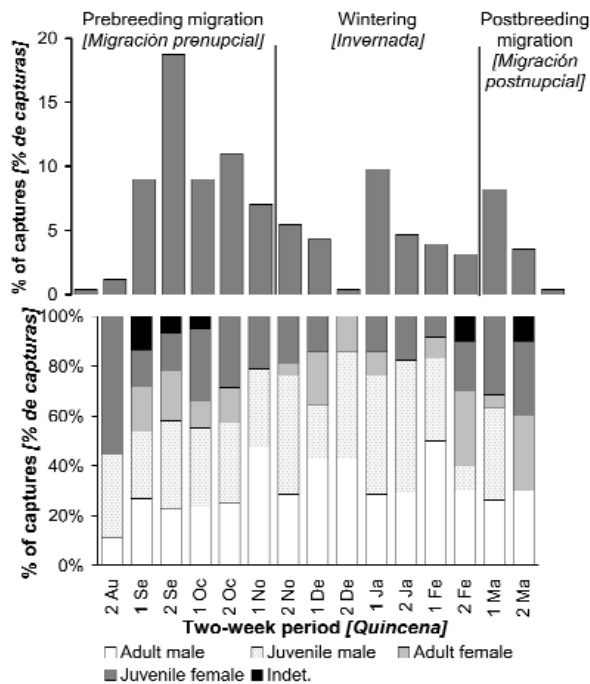


Figure 1. Phenology of the Bluethroat in Central Spain (top), as the percentage of the total captures from July 1995 to June 2000 (256 captures), and relative percentage of birds, separated by age and sex (bottom), in each two-week period.

[Fenología del Pechiazul en el centro de España (arriba), indicado como el porcentaje por quincenas del total de capturas entre julio de 1995 y junio de 2000 (256 capturas), y el porcentaje relativo de aves según sexos y edades por quincenas (abajo).]

dividuals (65 adult males, 35 adult females, 101 juvenile males, 61 juveniles females, and 21 birds of indeterminate age or sex). Eight birds had been ringed in foreign countries (3 in Holland, 3 in Belgium, and 2 in France), two of them during the breeding period. Two of the foreign birds stayed wintering in Las Minas. None bird ringed in the study area was recovered out of it. Plumage morphs of adult males supported the West-European origin of Bluethroats, 42% of birds showing a white spot and 58% lacking spot. Body dimensions allowed the identification of some birds of the subspecies *namnetum* (8 out of 283 birds, 2.8%). None of the *namnetum* birds was an adult male, and only one of them was captured in the winter period (November 25th).

Phenology

The postbreeding migration started usually in late August or early September (mean of first

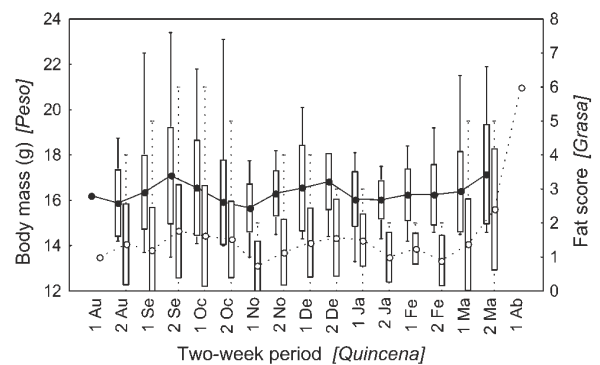


Figure 2. Changes in body mass (full line and closed dots) and subcutaneous fat score (broken line and open dots) average of Bluethroats in Central Spain. Mean, standard deviation and range are shown (for the fat score the minimum is 0).

[Evolución quincenal de la media del peso (línea continua y puntos negros) y el nivel de grasa subcutánea (línea discontinua y puntos blancos) del Pechiazul en el centro de España. Se muestra la media, la desviación estándar y el rango (para la grasa el mínimo es 0).]

capture dates in eight years: 27th Aug 6.5 days), and extended until the first two-week period of November (which included 56% of the total of captures). The peak of migration was in the second two-week period of September (figure 1), coincident with the highest body mass and fat averages (figure 2). Juveniles arrived earlier than adults to the area, but both males and females showed similar arrival dates (adult males = 9th Sep \pm 10.4; adult females = 22nd Sep \pm 20.2; juvenile males = 4th Sep \pm 7.4; juvenile females = 5th Sep \pm 19.7; within-year ANOVA with age and sex as repeated measures factors: Age: $F_{1,7} = 38.02$, $p < 0.001$; Sex: $F_{1,7} = 2.21$, $p = 0.181$; Age x Sex: $F_{1,7} = 1.88$, $p = 0.213$). The date of first arrival was less variable in males than in females (Levene's test in the former ANOVA: Age: $F_{1,7} = 0.77$, $p = 0.410$; Sex: $F_{1,7} = 8.50$, $p = 0.022$; Age x Sex: $F_{1,7} = 0.01$, $p = 0.919$).

In the prebreeding passage (12% of the total of captures), birds started to increase their body mass in early March (figure 2). Captures peaked in the first two-week period of March (figure 1), and the passage finished at the end of this month, or even in April (mean of last capture dates in seven years: all birds = 21st Mar \pm 14.8

Age [Edad]	Sex [Sexo]	Population [Población]	Wing (mm) [Ala (mm)]	Eight feather (mm) [Octava primaria (mm)]	Tarsus (mm) [Tarso (mm)]		
Adult [Adulto]	Male [Macho]	Autumn [Otoño]	76.7 ± 2.3 (41)	58.2 ± 2.0 (41)	26.54 ± 0.71 (30)		
		Winter [Invierno]	76.0 ± 1.9 (14)	57.2 ± 1.9 (14)	26.21 ± 0.72 (13)		
		Female [Hembra]	Autumn [Otoño]	72.9 ± 2.2 (26)	54.9 ± 1.8 (26)	25.66 ± 0.67 (22)	
	Female [Hembra]	Winter [Invierno]	73.2 ± 2.9 (3)	55.0 ± 3.0 (3)	25.81 ± 0.21 (3)		
		Juvenile [Joven]	Male [Macho]	Autumn [Otoño]	75.1 ± 2.3 (68)	57.1 ± 2.0 (68)	26.35 ± 0.84 (56)
				Winter [Invierno]	73.5 ± 1.7 (27)	55.7 ± 1.7 (27)	26.04 ± 0.65 (21)
Female [Hembra]	Autumn [Otoño]		72.9 ± 2.0 (43)	55.1 ± 1.7 (43)	25.96 ± 0.70 (35)		
	Winter [Invierno]	72.6 ± 1.1 (10)	55.0 ± 1.0 (10)	25.65 ± 0.85 (8)			
Namnetum subspecies [Subespecie namnetum]			66.3 ± 0.7 (8)	49.4 ± 1.5 (8)	24.20 ± 0.73 (8)		

ANOVA results (excluding *namnetum*)

[Resultados del ANOVA (se excluye la subsp. *namnetum*)]

	F _{1, 224}	p	F _{1, 224}	p	F _{1, 224}	p
Age [Edad]	7.59	0.006	2.36	0.126	0.26	0.613
Sex [Sexo]	33.28	<0.001	29.02	<0.001	11.32	0.001
Population [Población]	2.05	0.154	2.29	0.132	2.13	0.146
Age x Sex [Edad x Sexo]	4.06	0.045	3.62	0.058	0.57	0.449
Age x Population [Edad x Población]	0.79	0.375	0.17	0.680	0.76	0.384
Sex x Population [Sexo x Población]	1.92	0.168	2.66	0.104	0.53	0.469
Age x Sex x Population [Edad x Sexo x Población]	0.03	0.858	0.03	0.858	0.72	0.397

Table 1. Biometrics of the Bluethroat in Central Spain, and ANOVA results of the comparison of biometrics according to age, sex and population (excluding *namnetum* birds). Shown are means, standard deviations and sample sizes (between brackets).

[*Biometría del Pechiazul en el centro de España, y resultados de los ANOVA de comparación entre edades, sexo y poblaciones (se excluye la subespecie namnetum). Se indica la media, la desviación estándar y el tamaño muestral (entre paréntesis).*]

days; adult males = 13th Mar ± 9.6; adult females = 12nd Mar ± 14.4; juvenile males = 28th Feb ± 18.4; juvenile females = 7th Mar ± 20.4). This passage had less importance than the postbreeding one, and some years was scanty.

Wintering extended between mid-November and late February (32% of the total captures). Some wintering birds were captured in September (n = 10), and some left in late March or in early April (n = 9). Taking into account these results, we considered as wintering birds (60 birds, 21% of

the total) those that were ringed between 16th November and 28th February.

Demographic parameters

A log-linear analysis of the frequency of different sex and age classes in autumn, winter and spring revealed a similar proportion of each group of birds among seasons (all possible interactions with p > 0.21), so the wintering population has a similar structure that the one that, in fact, uses the area for stopping over. Never-

Fat level [Grasa]	Autumn [Otoño]		Winter [Invierno]	
	F _{1,165}	p	F _{1,42}	p
Age [Edad]	0.104	0.748	3.512	0.068
Sex [Sexo]	1.928	0.167	0.002	0.969
Age x Sex [Edad x Sexo]	0.082	0.775	0.100	0.753

Body condition [Condición física]	F _{1,163}	p	F _{1,40}	p
Age [Edad]	0.439	0.508	0.885	0.353
Sex [Sexo]	9.461	0.002	1.561	0.219
Age x Sex [Edad x Sexo]	0.044	0.835	3.456	0.070
Covariate Fat [Covariable Grasa]	162.637	<0.001	4.756	0.035
Covariate Tarsus [Covariable Tarso]	23.493	<0.001	17.481	<0.001

Table 2. Results of the comparison of fat contents and body condition indices between ages and sexes in both autumn and winter season separately (see text for more details).

[Resultados de la comparación del contenido de grasa y de la condición física entre edades y sexos, en otoño e invierno por separado (véase el texto para más detalles).]

theless, in general, we captured more males than females in both adult and juveniles birds, while the age ratio was approximately 1:1, and females were overall scarce in winter (from November to mid-February, figure 1).

The return rates of the wintering population were high (adult male 47%, adult female 50%, ju-

venile male 34%, juvenile female 36%), and similar among sex and age classes (all possible interactions in a log-linear analysis with $p > 0.34$). This wintering population had significantly more males than females ($\chi^2 = 14.15$, $p < 0.001$), and more juveniles than adults ($\chi^2 = 8.93$, $p = 0.003$).

Biometrics and body condition

Biometrics was similar between the wintering and the non-wintering population (table 1), although in general males were bigger than females, and adults showed longer wings than juveniles did. These differences were not explained by variation in body size, as we found the same variation in wing dimensions including tarsus length as a covariate in an ANCOVA (results not shown).

Fat levels did not differ between ages or sexes in autumn, but in winter juveniles showed less fat than adults, although probably the small sample size of adult females in this season made this difference to be non-significant (table 2). Although in general the birds showed a similar body condition index between seasons (figure 3), within each season the body condition varied in relation to age and sex. In autumn, males were in a slightly better condition than females for both adults and juveniles. Nevertheless, in the wintering population adult males showed the best condition index, while adult females presented the poorest one (table 2, figure 3); in this case the interaction was

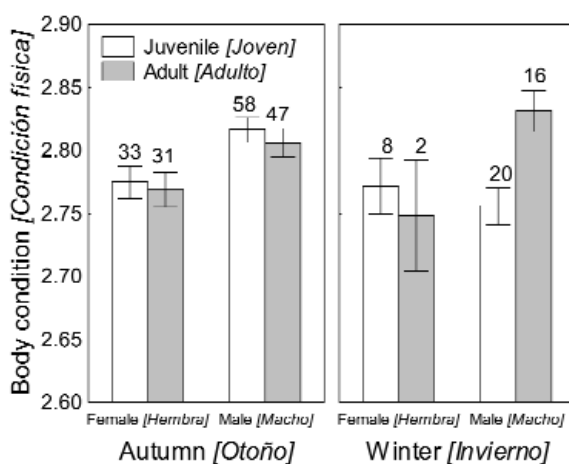


Figure 3. Body condition index (fat-free body mass relative to body size) of Bluethroats, according to age and sex for both wintering and non-wintering populations in Central Spain. Mean values, with standard errors and sample sizes, are shown.

[Índice de condición física (peso magro relativo al tamaño del ave) del Pechiazul, según edades y sexos, para ambas poblaciones invernante y no invernante en el centro de España. Se muestra la media, el error estándar y el tamaño muestral.]

marginally significant, again probably due to the small sample size.

Rate of weight change and duration of the autumn stay period

The autumnal weight change rate did not differ between non-wintering (-0.20 ± 0.32 g/day, $n = 14$) and wintering populations (0.12 ± 0.15 g/day, $n = 3$; $t_{15} = 2.77$, $p = 0.117$), being approximately zero. Within the non-wintering population, there were no sex or age differences in rate of weight change (Age: $t_{12} = 3.07$, $p = 0.105$; Sex: $t_{10} = 0.09$, $p = 0.773$) or in duration of the staying period (Age: $t_{14} = 2.93$, $p = 0.109$; Sex: $t_{12} = 0.13$, $p = 0.729$). The average staying period of the non-wintering population in autumn migration was 4.8 ± 3.2 days ($n = 16$). The standardised weight change rate gave results similar to those obtained with non-transformed rates (all analyses: $p > 0.073$).

DISCUSSION

Bluethroats migrating and wintering in Central Iberia come from Central Europe and belonged to the *cyaneacula* subspecies group, including the *namnetum* subspecies. The percentage of individuals of the latter subspecies was very similar to that found in South-eastern Iberia (Peiró, 1997a). This agrees with the pattern of migration described for the species, whose south-west races (*cyaneacula* and *namnetum*) move between south and west, with concentration on autumn passage in Iberia, the majority of them moving south into Africa, while the northern race (*svecica*) migrates south into Africa or south-east probably to winter in Pakistan and India (Cramp, 1988). We did not capture any individual of the *svecica* subspecies, although it has been observed in the east Spanish coast (Aymí & Martínez, 1990; Peiró, 1997a). Nevertheless, results on subspecies identification according to plumage should be interpreted carefully, especially in winter, due to the high variability of plumage colour patterns in this season (Cortés *et al.*, 2002), although males can be separated by these criteria (Cramp, 1988).

It is possible that the breeding population of Iberian Bluethroats (Gómez-Manzaneque, 2003) –described as subspecies *azuricollis* by some authors (e.g. Zink *et al.*, 2003)–, could migrate and

winter in the area together with central European populations (Gómez-Manzaneque, 1997b), namely subspecies *cyaneacula* and *namnetum*. Iberian birds leave their breeding areas in winter (Díaz *et al.*, 1994; Gómez-Manzaneque, 1997b; Pérez-Tris, 2002), and they would undertake a short migration to nearby areas in Central or Southern Spain, where they could overwinter. This would agree with the hypothesis that, within species, migratory behaviour may change with latitude (Berthold, 1999), so that Iberian Bluethroats would move shorter distances than Central European birds. Unfortunately, Iberian birds cannot be separated from other populations in hand (Svensson, 1996), and recovery data confirming this idea are lacking. Further studies about Iberian Bluethroats are needed to highlight their migration strategy and their wintering quarters.

The timing of migration was in agreement with that seen in earlier studies in the Iberian Peninsula (Aragüés, 1974; Ferrer *et al.*, 1986; Finlayson & Cortés, 1987; Grandío & Belzunce, 1987; Bueno, 1990; Peiró, 1997a), but the spring migration finished before than in the coast (Ferrer *et al.*, 1986; Finlayson & Cortés, 1987). The high percentage of birds captured in autumn, and their short stay period, suggests that the bulk of the individuals were migrating across the study area, while only a small percentage of birds, particularly males, wintered in it. In spring the migration was scarce, as has been described for other Iberian sites (Peiró, 1997a), probably due to the higher migration speed in this season and the use of a more direct route while flying northwards (Bernis, 1966; Simms, 1985).

Our results showed that there was a small wintering population of Bluethroat in Central Spain, which followed a rather consistent pattern throughout years and that had not been previously described (Bueno, 1990; Tellería *et al.*, 1999). So, the presence of this species in Central Iberia in winter was not occasional. The number of captures along the winter was more unpredictable, probably due to occasional flooding of the reedbed, as Bluethroat choose moister habitats in preference to drier ones (Cramp, 1988).

Trying to understand why some birds winter in Central Spain, far from their usual winter quarters in Africa and the Mediterranean area, we compared wintering and non-wintering populations. If

birds coming from the breeding areas in Central and North Europe could not be able to reach their winter quarters in Africa, they should stop and winter in Central Iberia. This could be the case for (1) less experienced, young birds, (2) small birds, whose shorter wings permit a lower flight speed and migration speed, as compared to large ones (Pennycuik, 1989), and (3) birds in poorer body condition, so they cannot fly so far away. As we found that both wintering and non-wintering populations were similar in structure, biometrics and body condition, these hypotheses do not seem to explain the wintering of Bluethroat in Central Spain.

Another explanation could be that nowadays Bluethroats get some advantage(s) by wintering in Iberia, nearer from their breeding areas than in Africa. Birds wintering in Iberian could arrive earlier in the spring migration, increasing the chances of a successful reproduction (Potti & Montalvo, 1991; Aebischer *et al.*, 1996; Lozano *et al.*, 1996). In this case, there could exist intraspecific competition in the winter quarters. Our results point to this hypothesis: (1) the wintering population was composed mainly by males; (2) males arrived to the wintering area more accurately in the same date as compared to females; (3) adult males showed better body condition than other birds in winter; and (4) the return rate of the wintering population was high. Also, taking into account recovery data, Hernandez *et al.* (2003), found for the whole Iberian Peninsula that there were more males than females, and more adults than juveniles in winter. In addition, the Bluethroat is a monogamous species and apparently territorial in winter quarters, and their breeding territories may be clumped probably due to habitat constraints (Cramp, 1988), so an early arrival of the males would be specially important to secure the best breeding territories. This agrees with the phenomenon of differential migration, with adult males remaining closest to the breeding grounds, young males and adult females moving on further, and the youngest females moving the farthest away (Berthold, 2001).

Bluethroat biometrics found in Central Spain were similar to that obtained in other *cyaneola* and *namnetum* populations (Cramp, 1988; Peiró, 1997a; Eybert *et al.*, 1999; García *et al.*, 2000). Differences according to age have been previously explained for other passerines (Alatalo *et al.*, 1984;

Pérez-Tris & Tellería, 2001 and references included there). Males were bigger than females, probably because the former are more dominant than the latter, as had been previously shown (Cramp, 1988). Males had also proportionally longer wings than females while controlling for the bird size. Proportionately longer wings reduced the energy loss and favour long-duration flights (Pennycuik, 1989), which will be advantageous in males, because they are hard-pressed to arrive early to the reproduction areas for settling the breeding territories (Cramp, 1988; Potti, 1998). These results are in accordance with the age- and sex-related differences found in the wing shape of Bluethroats in South-eastern Spain (Peiró, 1997b).

Judging by the fattening rates in the autumn passage, birds making stopover in the study area seemed not to increase their weight, as also reported for other sites of the Iberian Peninsula (Grandío & Belzunce, 1987). We did not find differences between ages or sexes, probably due to small sample sizes, while a different strategy in relation to age was found in Scandinavian Bluethroats, the adults being regarded as more efficient migrators (Ellegren, 1991). The rate at which energy stores are accumulated at stopover sites largely determines the strategy of migration, the overall migration speed, and its success (Alerstam & Lindström, 1990; Schaub & Jenni, 2000). Birds can choose to put up small fat reserves and fly short distances at a time, or to get fat largely and carry out the migration in one or two long flights (Piersma, 1987). Red-Spotted Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) have been described to migrate in short flights during the autumn migration, the adults migrating significantly faster than juveniles during the first part of the travel (Ellegren, 1990), and dominance (acting through differences in size) was found to influence fat deposition rates, which may be important for the spatial and temporal pattern of migration in birds (Lindström *et al.*, 1990). White-Spotted Bluethroats seemed to follow a similar strategy, migrating in short flights so birds do not get much fat, but more detailed studies are needed to corroborate this.

In conclusion, nowadays a part of the Central and Northern European population of Bluethroats winters in Central Spain, following a rather consistent pattern across years. This phenomenon of expansion of the wintering distribution in

Iberia seems rather recent, and could be associated with the general expansion of the *cyane-cula* subspecies breeding range in Europe since 1970, a trend which still continues (De Cornulier *et al.*, 1997; Meijer & Štastný, 1997; Eybert *et al.*, 1999), and that could have increased intraspecific competition for breeding territories.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to all ringers and assistants of SEO-Monticola ringing group who have par-

ticipated in fieldwork at Las Minas Ringing Station over the eight years of this study, specially Javier Seoane and Rubén Moreno-Opo. San Martín de la Vega Town Council, Sureste de Madrid Regional Park, and Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid allowed us to work in Las Minas reedbed. SEO/BirdLife, Universidad Autónoma de Madrid, and Iberdrola financed part of the equipment of the Ringing Station. The manuscript greatly benefited from comments by J. Pérez-Tris, J. Potti, G. Blanco, A. Barbosa, and an anonymous referee. Financial support to A. B. was provided by a F.P.U. grant.

REFERENCES

- A. O. ARDEIDAS 1985. Pechiazul. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 32: 423.
- AEBISCHER, A. N.; PERRIN, M.; KRIEG, M.; STUDER, J. & MEYER, D. R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology*, 27: 143-152.
- ALATALO, R. V.; GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1984. Why do young birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126: 410-415.
- ALERSTAM, T. & LINDSTRÖM, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. In: Gwinner, E. (Ed.). *Bird migration: the physiology and ecophysiology*: 331-351. Springer-Verlag. Berlin.
- ARAGÜÉS, A. 1974. Invernada del Pechiazul (*Cyanosylvia svecica*) en Zaragoza. *Ardeola*, 20: 379-380.
- ATIENZA, J. C. & JUSTIBÓ, J. H. 1999. Anillamiento en Madrid. I. Paseriformes. In: De la Puente, J.; Bermejo, A. & Seoane, J. (Coord.). *Anuario Ornitológico de Madrid 1998*: 86-95. SEO-Monticola. Madrid.
- AYMÍ, R. & MARTÍNEZ, I. 1990. Presencia i situació d'algunes subspècies d'ocells a Catalunya. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 7: 45-52.
- BERNIS, F. 1966. *Migración en aves: tratado teórico y práctico*. SEO. Madrid.
- BERTHOLD, P. 1975. Migration: control and metabolic physiology. *Avian Biology*, 5: 77-128.
- BERTHOLD, P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70: 1-11.
- BERTHOLD, P. 2001. *Bird Migration. A General Survey*. 2nd Edition. Oxford University Press. New York.
- BROWN, M. E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.
- BUENO, J. M. 1990. Migración e invernada de pequeños túrdidos en la península Ibérica. I. Pechiazul (*Luscinia svecica*) y Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*). *Ardeola*, 37: 67-73.
- CORTÉS, J. A.; COBOS, V. & VIDÓY, I. 2002. El plumaje de los pechiazules (*Luscinia svecica*) invernantes en la provincia de Málaga. *Revista de Anillamiento*, 9-10: 41-48.
- CRAMP, S. (ED.) 1988. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V. Tyrant Flycatchers to Thrushes*. Oxford University Press. Oxford.
- DE CORNULIER, T.; BERNARD, R.; ARROYO, B. & BRETAGNOLLE, V. 1997. Extension géographique et écologique de la Gorgebleue a Miroir *Luscinia svecica* dans le centre-ouest de la France. *Alauda*, 65:1-6.
- DE JUANA, E. (REC.) 1993. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 40: 87-104.
- DE JUANA, E. (REC.) 1994. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 41: 91-102, 193-202.

- DE JUANA, E. (REC.) 1995. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 42: 211-231.
- DE JUANA, E. (REC.) 1996. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 43: 239-259.
- ELLEGREN, H. 1990. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia svecica*. *Ringling & Migration*, 11: 121-131.
- ELLEGREN, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia svecica svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scandinavica*, 22: 340-348.
- EYBERT, M.-C. ; GESLIN, T. ; QUESTIAU, S. & BEAUFILS, M. 1999. La Baie du Mont Saint-Michel: nouveau site de reproduction pour deux morphotypes de Gorgebleue à Miroir Blanc (*Luscinia svecica namnetum* et *Luscinia svecica cyanecula*). *Alauda*, 67: 81-88.
- FERRER, X., MARTÍNEZ, A. & MUNTANER, J. 1986. *Historia Natural dels Països Catalans. 12. Ocells*. Enciclopèdia Catalana S. A. Barcelona.
- FINLAYSON, J. C. & CORTÉS, J. E. 1987. *The birds of the Strait of Gibraltar*. The Gibraltar Ornithological & Natural History Society. Gibraltar.
- GARCÍA, J., FUERTES, B. & JUAN, M. 2000. Diferencias biométricas relacionadas con el sexo y la edad en una población ibérica de Pechiazul *Luscinia svecica cyanecula*. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 17: 11-16.
- GÓMEZ-MANZANEQUE, Á. 1997a. Pechiazul *Luscinia svecica*. In: Purroy, F. J. (Coord.). *Atlas de las aves de España (1975-1995)*: 360-361. SEO/BirdLife. Lynx Edicions. Barcelona.
- GÓMEZ-MANZANEQUE, Á. 1997b. El Pechiazul en la Comunidad de Madrid. In: De la Puente, J.; Bermejo, A. & Seoane, J. (Coord.). *Anuario Ornitológico de Madrid 1996*: 60-69. SEO-Monticola. Madrid.
- GÓMEZ-MANZANEQUE, Á. 2003. Pechiazul *Luscinia svecica*. In: Martí, R. & Del Moral, J. C. (Ed.). *Atlas de las aves reproductoras de España*: 420-421. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & SEO/BirdLife. Madrid.
- GÓMEZ-MANZANEQUE, Á.; MARTÍ, R. & G. O. MONTICOLA 1986. Pechiazul. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 33: 210.
- GRANDÍO, J. M. & BELZUNCE, J. A. 1987. Migración postnupcial de carriceros (género *Acrocephalus*) y otros passeriformes típicos de carrizal en el valle de Jaizubia (Guipúzcoa). *Munibe*, 39: 81-94.
- HERNÁNDEZ, M.; CAMPOS, F.; ARIZAGA, J. & ALONSO, D. 2003. Migración del Pechiazul *Luscinia svecica* en la península Ibérica. *Ardeola*, 50: 259-263.
- JENNI, L. & JENNI-EIERMANN, S. 1998. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. London.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of song birds. *Journal of Field Ornithology*, 64: 246-255.
- LINDSTRÖM, Å.; HASSELQUIST, D.; BENSCH, S. & GRAHN, M. 1990. Asymmetric contests over resources for survival and migration a field experiment with Bluethroats. *Animal Behaviour*, 40: 453-461.
- LOZANO, G. A.; PERREAULT, S. & LEMON, R. E. 1996. Age, arrival date and reproductive success of male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology*, 27: 164-170.
- MEIJER, R. & ŠTASTNÝ, K. 1997. Bluethroat *Luscinia svecica*. In: Hagemeijer, W. J. M. & Blair, M. J. (Ed.). *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*: 520-521. T & A D Poyser. London.
- PEIRÓ, I. G. 1997a. A study of migrant and wintering Bluethroats *Luscinia svecica* in South-eastern Spain. *Ringling & Migration*, 18: 18-24.
- PEIRÓ, I. G. 1997b. Age- and sex-related differences in the wing shape of Bluethroats *Luscinia svecica* in South-east Spain. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 14: 1-8.
- PENNYCUICK, C. J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press. Oxford.

- PÉREZ-TRIS, J. 2002. Pechiazul *Luscinia svecica*. In: Del Moral, J. C.; Molina, B.; De la Puente, J. & Pérez-Tris, J. (Ed.). *Atlas de las aves invernantes de Madrid 1999-2001*: 220-221. SEO-Monticola & Comunidad de Madrid. Madrid.
- PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J. L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- PÉREZ-TRIS, J.; DE LA PUENTE, J.; PINILLA, J. & BERMEJO, A. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoology Fennici*, 38: 139-148.
- PIERSMA, T. 1987. Hop, skip or jump? Constrains on migration of Arctic waders by feeding, fattening and flight speed. *Limosa*, 60: 185-194. (In Dutch with English summary).
- POTTI, J. 1998. Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers: individual consistency and familial resemblance. *The Condor*, 100: 702-708.
- POTTI, J. & MONTALVO, S. 1991. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hipoleuca* in Central Spain. *Ornis scandinavica*, 22: 45-54.
- SCHAUB, M. & JENNI, L. 2000. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, 122: 306-317.
- SENAR, J. C. & PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- SIMMS, E. 1985. *British Warblers*. Mellanby. London.
- SVENSSON, L. 1996. *Guía para la identificación de los passeriformes europeos*. SEO. Madrid.
- TELLERÍA, J. L.; ASENSIO, B & DÍAZ, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J. M. Reyero Editor. Madrid.
- ZINK, R. M.; DROVETSKI, S. V.; QUESTIAU, S.; FADEEV, I. V.; NESTERO, E. V.; WESTBERG, M. C. & ROHWER, S. 2003. Recent evolutionary history of the Bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. *Molecular Ecology*, 12: 3069-3075.